Anatomisches Institut der Julius-Maximilians-Universität Würzburg
Direktor: Professor Dr. med. K. Neubert

Zum Verhalten innerer und äußerer Haarzellen bei Einwirkung periodischer Tonstöße

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
der
Hohen Medizinischen Fakultät
der
Julius-Maximilians-Universität Würzburg

vorgelegt von
Hanne Kittel
aus Erlangen

1967

Anatomisches Institut der Julius-Maximilians-Universität Würzburg

Direktor: Professor Dr. med. K. Neubert

Zum Verhalten innerer und äußerer Haarzellen bei Einwirkung periodischer Tonstöße

Inaugural - Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
der
Hohen Medizinischen Fakultät
der
Julius-Maximilians-Universität Würzburg

vorgelegt von

Hanne Kittel
aus Erlangen

Referent: Professor Dr. med. Kurt N e u b e r t

Tag der mündlichen Prüfung: 10. 11. 67

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Gedruckt mit Genehmigung der Medizinischen
Fakultät der Universität Würzburg

MEINEM MANN

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41544722_0034

INHALTSVERZEICHNIS

		Seite
I.	Einleitung	1
II.	Literatur (Übersicht und kritische Auswertung)	3
III.	Material und Methode	17
	1. Beschallungstechnischer Teil	17
	2. Präparatorischer Teil	18
IV.	Beschallungsversuche (Ergebnisse und Schlußfolgerungen)	20
V.	Zusammenfassung	42
VI.	Literaturverzeichnis	I-VII

I. EINLEITUNG

Zunehmende Industrialisierung und Motorisierung machen Lärmschäden des Innenohres zu einem immer aktuelleren biologisch-medizinischen Problem. Angriffsort aller Lärmtraumen ist - von der nervösen Hörleitung abgesehen - in erster Linie das CORTIsche Organ, über dessen lichtmikroskopischen Feinbau wir durch die klassischen Untersuchungen von HELD und KOLMER eingehend unterrichtet sind. Mit Hilfe der Phasenkontrastmikroskopie, des Elektronenmikroskopes und nicht zuletzt moderner histochemischer Methoden ist es in jüngster Zeit gelungen, das Sensularium des Innenohres herunter bis zu den feinsten makro-molekularen Strukturen zu erschließen.

Unter Anwendung elektrophysiologischer Verfahren, wie der Ableitung der Schneckenpotentiale, wurde es außerdem möglich, in den Vorgang der Schallperzeption näheren Einblick zu erhalten und aufzuzeigen, daß den Einzeltönen der Tonskala ganz bestimmte Ansprechbezirke des CORTIschen Organs zugeordnet sind. Auch von morphologischer Seite konnten zur Klärung der Schallanalysen wichtige Befunde beigesteuert werden; gelang es doch im Tierversuch (Meerschweinchen) durch experimentelle Auslösung der funktionellen Kernschwellung (BENNINGHOFF, 1950) die jeweils ansprechenden Sinneszellen zu markieren und damit den Nachweis zu führen, daß unter der Einwirkung von Reiztönen einer bestimmten Frequenz und Intensität genau zugeordnete Abschnitte des CORTIschen Organs zum Ansprechen gebracht werden. Als wichtigstes Hilfsmittel für die Feststellung der jeweiligen Ansprechgebiete erwies sich das von NEUBERT und MERKLE (1954) entwickelte Verfahren der Häutchenpräparation des CORTIschen Organes. Es gestattet geradezu mit einem Blick Schwellkerne zu erfassen und so Lage und Verteilung der ansprechenden Haarzellen zu bestimmen. Die mit dieser Methode erhobenen Befunde (NEUBERT, WÜSTENFELD) ergaben folgendes Bild: Wurden den Versuchstieren Dauertöne einer physiologischen Reizgröße verabreicht, so stellten sich ausschließlich im Bereich der äußeren Haar-

zellen (ÄHZ) Kernvergrößerungen ein, Kernschwellungen, die sich in rasterartiger Verteilung bei tiefen Reiztönen meist über mehrere Windungen des apikalen Schneckenbereiches erstrecken, bei höheren Frequenzen dagegen auf schmale Bezirke der basalen Schneckenabschnitte beschränkt sind. Bei einer Verstärkung der Reizintensität wurde der Ansprechraster dichter, außerdem dehnte er sich in der Längsrichtung des Schneckenganges, ebenso in radialer Richtung, d. h. von der axialen zur peripheren Reihe der ÄHZ mehr und mehr aus. Schwellungen von Kernen innerer Haarzellen (IHZ) konnten bei Dauerbeschallung selbst unter Anwendung beträchtlicher Reizintensitäten nicht oder nur vereinzelt (BECK, 1959) erzielt werden. Erst als dazu übergegangen wurde, mit Unterbrechertönen zu arbeiten, d. h. die Versuchstiere diskontinuierlichen, periodischen Reizstößen auszusetzen, gelang es, auch an den IHZ deutliche Kernschwellungen auszulösen. Bei physiologischen Reizintensitäten sprechen jedoch auch dann nur relativ wenige Zellen an. Ihre Lage und Verteilung stimmt ungefähr mit dem Raster der ÄHZ überein.

Aufbauend auf diesen funktionsmorphologischen Erhebungen wird es unsere eigene Aufgabe sein, die vorliegenden Befunde durch weitere experimentelle Untersuchungen zu unterbauen und zu ergänzen. So sollen für weitere, bisher nicht analysierte Teilfrequenzen die Ansprechgebiete ermittelt und das Verhalten der IHZ erneut überprüft werden.

II. LITERATUR

(Übersicht und kritische Auswertung)

Als Rezeptoren der Schallimpulse kommen einmal die äußeren, zum anderen die inneren Haarzellen des CORTIschen Organes in Betracht. Daß es sich bei beiden Zelltypen um verschiedenwertige Elemente handelt, ergibt sich aus einer Vielzahl morphologischer wie funktioneller Besonderheiten. Unter Heranziehung und kritischer Auswertung der Literaturangaben soll daher kurz auf die wesentlichsten Unterschiede der beiden Zellpopulationen eingegangen werden.

Nach Lage und Anordnung sind die äußeren Haarzellen (ÄHZ) dadurch gekennzeichnet, daß sie stets in mehreren Längsreihen auftreten, wobei sie sich in der menschlichen Schnecke bei einer durchschnittlichen Gesamtzahl von 12.000 Einzelelementen (RETZIUS, 1881/84) auf 3 - 5, bei der Meerschweinchenschnecke bei einer Gesamtzahl von rund 7.000 (WÜSTENFELD, 1958) auf 3 Längsreihen verteilen (hier etwa 2.345 pro Reihe). Außerhalb des CORTIschen Tunnels in den Mittelteil der Pap. spiralis eingebaut und umspült von der CORTIlymphe (ENGSTRÖM, 1960) neigen sich ihre Längsachsen von unten außen nach oben innen. Während ihre Fußteile in den kelchartigen Höhlungen der DEITERSschen Stützzellen ruhen, sind ihre Zellköpfe im Kittleistensystem der Membrana reticularis verankert. Innerhalb der Einzelreihen betragen die Abstände der Nachbarzellen (bezogen auf deren Mittelpunkt) beim Meerschweinchen etwa 8,4 µ (WÜSTENFELD, 1958), beim Menschen zwischen 8 und 10 µ (HELD, 1926). Neben der Längsaufreihung zeigen die ÄHZ insofern auch eine radiäre Orientierung als sie von Reihe zu Reihe auf Lücke gestellt sind (HELD, 1926, NEUBERT, 1950).

Im Gegensatz zu den äußeren treten die inneren Haarzellen (IHZ) bei sämtlichen Säugern nur in einer einfachen Längsreihe auf. Ihre Gesamtzahl macht beim Menschen rund 3.500 aus (RETZIUS, 1881/84), beim

Meerschweinchen schwankt sie zwischen 1.800 - 1.900 (d. h. rund 22 % der Gesamtzahl aller Haarzellen). Nach den Erhebungen von WÜSTENFELD folgen die Einzelzellen bei der Meerschweinchenschnecke in Abständen von rund 9,5 µ aufeinander. Besonders charakteristisch ist ihre Lage am inneren Abhang des CORTIschen Zellwalles, wo sie in umgekehrter Neigung wie die ÄHZ über dem Vas spirale zwischen Grenz- und inneren Phalangenzellen eingebaut und mit ihren Zellköpfen dem keilförmig sich verjüngenden Zugang zum engen Düsenspalt vorgelagert sind (NEUBERT, 1950).

Auch hinsichtlich Form und Größe unterscheiden sich die beiden Haarzellentypen deutlich voneinander. Während die ÄHZ schlanke, zylindrische Zelleiber besitzen, sind die größeren IHZ plumpe, kolbenförmige Elemente, deren aufgetriebener Hauptteil sich nach aufwärts flaschenhalsartig verjüngt (HELD, 1926, WERSÄLL, HILDING, LUNDQUIST, 1961).

Die Kerne der ÄHZ sind kugelrund und basalständig. Ihre Volumina nehmen von der 1. bis zur 4. Schneckenwindung (Meerschweinchen) ständig zu, in radialer Richtung, d. h. von der axialen zur peripheren Zellreihe gleitend ab. Lediglich im Bereich der Basalwindung erfolgt die radiale Kerngrößenänderung gegensinnig (MERKLE, 1954, WÜSTENFELD und SPRENGER, 1958). Das Chromatingerüst der ÄHZ-Kerne ist gut ausgebildet und deutlich Feulgen positiv (SPOENDLIN, 1957). Unmittelbar unter der Kernmembran finden sich gewöhnlich mehrere mittelgroße Nucleoli bzw. Chromozentren (MERKLE, 1954).

Die Kerne der IHZ sind größer und haben eine rundlich-ovale Form. Sie liegen im oberen Teil des Zelleibes, wobei ihre Längsachsen in Richtung der Schneckengangsspirale eingestellt sind. Am gefärbten Präparat sehen die Kerne hell aus, erweisen sich als relativ chromatinarm, sind locker strukturiert und enthalten gewöhnlich 4 - 6 kleinere, randständige Chromozentren (BECK und MICHLER, 1959). Die IHZ-Kerne sind also relativ arm an Nucleolarsubstanzen (BECK, 1955/59).

Als eigentlich mechanorezeptorisch wirksame "Antennen" für die Aufnahme der Schallwellenimpulse können die in den Köpfen der Sinneszellen implantierten Hörhärchen gelten. Bei den ÄHZ bilden sie "M" oder besser "W"-förmige Gruppierungen (HELD, 1926, KOLMER, 1927, ENGSTRÖM, 1962 u. a.), also winkelförmige Figuren, deren Öffnungen axialwärts gerichtet sind (nach NEUBERT, 1950: Strömungsempfänger für radiale Flüssigkeitsverschiebungen). Bei den IHZ dagegen sind sie zu längsgestellten, d. h. in der Richtung des Schneckenganges verlaufenden und aneinanderschließenden, blättchenartigen Reihen zusammengefaßt.

Die Zahl der Hörhaare pro Sinneszelle schwankt von Tierart zu Tierart und von Windung zu Windung. Sie beträgt nach den Angaben von KOLMER (1927) bei einigen niederen Säugern 8 - 12 und erreicht bei den ÄHZ von Meerschweinchen und Menschen Werte zwischen 60 und 120 Einzelfäden (HELD, 1926, IURATO, 1961/62 u. a.). Die Haaraggregate der IHZ enthalten stets eine geringere Zahl von Hörhärchen. Sie bestehen beim Meerschweinchen aus etwa 30 bis 40, beim Menschen aus rund 40 bis 64 Zilien (HELD, IURATO).
Die durchschnittliche Länge der Hörhaare nimmt von der Basis zur Spitze der Schnecke stetig zu (HELD, KOLMER). Für die Ratte gibt IURATO (1962) Werte zwischen 2, 5 und 5 µ an. Außerdem zeigen die einzelnen Haarbüschel der ÄHZ insofern einen Etagenbau (HELD, 1926) als ihre Hörhärchen von innen nach außen stufenweise höher werden, d. h. die ins Innere einer jeden W-Figur eingebauten Stäbchen sind beim Menschen nur 1 - 2 µ, die stärkeren Außenfäden dagegen 8 - 12 µ lang (HELD, 1926). Die Zilienschöpfe der IHZ erreichen etwa die 1 1/2-fache Länge der den ÄHZ aufsitzenden Aggregate (BARGMANN, 1964). Entsprechend sind bei einem mittleren Durchmesser von 0, 3 µ die Hörhärchen der IHZ (Ratte) rund doppelt so dick als jene der ÄHZ mit einem Kaliber von durchschnittlich 0, 15 µ (IURATO, 1962).

Die mikropräparatorische Überprüfung der Stabilität hat ergeben, daß die Hörhaare relativ steife, wenig biegsame Stäbchen darstellen (ENGSTRÖM, 1962). Ihrem Feinstbau nach verhalten sie sich weitgehend einheitlich. Jedes der Stäbchen besteht zunächst einmal aus einem frei vorragenden elektronenmikroskopisch feinfibrillären, fadenförmigen Zellfortsatz als Hauptteil. Dieser geht basalwärts unter leichter Verjüngung in den wesentlich kürzeren und feineren Wurzelteil über, der in die cuticulare Kopfplatte der Haarzellen eintaucht und in ihr verankert ist. Die Oberfläche der frei vorstehenden eigentlichen Stäbchen ist in Fortsetzung der Plasmamembran des Zellkopfes ringsum von Plasmalemm überzogen. Unmittelbar einwärts dieser Außenhaut folgt in einem Abstand von ungefähr 70 A eine 2. dünnere Membran, die sich als ein zartes Röhrchen nach abwärts in die Wurzelportion des Hörhärchens kontinuierlich fortsetzt. Im Inneren der Stäbchenbasis wie des Wurzelröhrchens ist elektronenmikroskopisch ein undurchsichtiger fadenartiger Kern als eine Art Zentralfibrille nachweisbar (ENGSTRÖM, 1962).

Wie bereits erwähnt, bilden die Kopfplatten der HZ die Verankerungsschicht für die Wurzeln der Hörhaare. Diese elektronenoptisch dichten, feingranulierten, cuticularen Plättchen haben eine durchschnittliche Dicke von 1 µ (ENGSTRÖM, SJÖSTRAND, 1953/54), sie können jedoch besonders bei der äußersten Haarzellenreihe der apicalen Windung mit unregelmäßigen Fortsätzen bis zu 10 µ tief in das Innere der Sinneszellen vordringen (ENGSTRÖM, 1962). Ihr Umriß entspricht ungefähr der Form der Zellköpfe, die in der Aufsicht betrachtet etwas eckig verzogene Ovale bilden, deren Längsachsen bei den IHZ in Richtung des Schneckenganges, bei den ÄHZ radiär verlaufen.

Welche Beziehungen zwischen den Hörhaaren und der, das CORTIsche Organ klappdeckelartig überlagernden Membrana tectoria bestehen, ist nach wie vor umstritten. Der einen Auffassung zufolge sollen beide Teile dadurch kontinuierlich miteinander verbunden sein, daß die Hörhaare sich direkt in die fibrillären Strukturen der gallertigen Deckmembran

fortsetzen (HILDING 1953, YOUNG 1955, BORGHESAN 1959). Durch Schallimpulse ausgelöste Verschiebungen zwischen Tectoria und Basilarmembran würden damit zu einer Zurrung der Hörhaare führen. Daß die Vorstellung einer derartigen Kontinuitätsbeziehung nicht zutreffen kann, ergibt sich allein schon aus der Tatsache, daß die Hörhaare an ihrer gesamten freien Oberfläche, also auch an ihren Spitzen von Plasmalemm überzogen sind und infolgedessen scharf abgegrenzte, isolierte Gebilde darstellen. Andere Autoren (HELD, KOLMER, IURATO, ENGSTRÖM) nehmen daher an, daß die Deckmembran den Hörhaaren lediglich aufgelagert ist. Auch gegen die Hypothese einer solchen Kontinuitätsbeziehung lassen sich gewichtige Argumente anführen. So weist selbst ENGSTRÖM als Verfechter dieser Auffassung nachdrücklich darauf hin, daß die Deckmembran in ihrer Ruhelage die Hörhaare der IHZ trotz deren besonderer Länge nicht berührt. Es könnte daher erst eine Abwärtsbewegung der Tectoria die geforderte Kontaktbeziehung herstellen. Wir müssen außerdem die Frage aufwerfen, ob die Kontinuitätsvorstellung gerade auch dem Etagenbau der ja treppenartig abgestuften Haaraggregate äußerer Haarzellen ausreichend Rechnung trägt. Liegt die Deckmembran in ihrer sogenannten Ruhestellung nur den äußersten, längsten oder sämtlichen, also auch den inneren, wesentlich kürzeren Fäden dieser Haarbüschel auf? Würde sie sämtliche Hörhärchen berühren, so müßte ihre Unterfläche in Anpassung an die Form und die Ruhestellung der Haaraggregate wellenartig abgestuft sein. In Wirklichkeit ist sie jedoch gerade im Bereich der ÄHZ eben und glatt und zeigt nur oberhalb der IHZ die dachrinnenartige Höhlung des HENSENschen Streifens. Sollte aber die ruhende Deckmembran nur die äußersten, längsten Stäbchen der W-förmigen Haarbüschel berühren, so würde wiederum erst eine Senkung der Tectoria den erforderlichen Kontakt auch mit den innersten, kurzen Haarfäden herbeiführen können. Eine Annäherung der Tectoria an die Pap. spiralis ist jedoch nur möglich, wenn gleichzeitig Teile der Endolymphe aus dem engen Spalt zwischen Deckmembran und CORTIschem Organ verdrängt werden. Umgekehrt muß jede Anhebung der Tectoria eine Rücksaugung

von Endolymphe in den sich weiterstellenden Düsenspalt zur Folge haben. NEUBERT ist daher zu der Auffassung gelangt, daß es weder Zurr- noch Druck- oder Schereffekte, sondern durch die Schwingungen der Trennwandmembran ausgelöste minimale Flüssigkeitsverschiebungen sind, welche die frei in den Düsenspalt vorragenden Hörhaare in fibrierende Bewegungen versetzen und damit eine adäquate Reizung der Haarzellen herbeiführen. Dieser durch eine Vielzahl von beweiskräftigen Fakten belegten Vorstellung zufolge würden die Hörhaare weder direkt noch durch Kontakt mit der Tectoria in Verbindung stehen, sondern freibeweglich in den Endolymphraum vorstehen (Strömungsempfänger).

Wie elektronenmikroskopische Untersuchungen in jüngster Zeit gezeigt haben, bestehen auch in der Ausstattung mit anderen spezifischen Zellorganellen zwischen den beiden HZ-Typen bemerkenswerte Unterschiede (ENGSTRÖM und WERSÄLL 1953, ENGSTRÖM und SJÖSTRAND 1954, SMITH und DEMPSEY 1957). So ist in der Außenwand der ÄHZ im Gegensatz zu den IHZ ein eigenartiges, lamellär geschichtetes Membransystem nachgewiesen worden, das in unmittelbarem Anschluß an das Plasmalemm die apicale und mittlere Zone der Zelleiber mantelartig einhüllt. Dieses Lamellensystem besteht aus 6 - 8 opaken Cytomembranen, die bei einer Dicke von je 70 A in Abständen von 100 bis 150 A aufeinander folgen (SPOENDLIN 1959). Die Bedeutung des Membranlagers wird darin gesehen, daß wechselseitige Verschiebungen der Lamellen Distorsions- bzw. elektrostriktive Effekte erzeugen können, die möglicherweise an der Transformation der von den Hörhärchen zugeführten mechanischen Energie in leitbare elektrische Energie beteiligt sind. An Stelle des Lamellensystems weist das Cytoplasma der IHZ dagegen lediglich eine Randschichte "membranöser Bläschen" auf (SMITH, 1955).

Als weitere Energielieferanten für die Reizverarbeitung kommen die Mitochondrien in Betracht. Ihre grobe Anordnung und Verteilung stimmt bei beiden Zellpopulationen weitgehend überein. In größerer Anhäufung finden sie sich einmal entlang der Zellaußenwand und ihres Lamellen-

systems, ferner supranucleär im Bereich des HENSENschen Körpers und des Centriols, besonders reichlich aber basal im Gebiet des sog. RETZIUSschen Körpers. Der histochemische Nachweis der Bernsteinsäuredehydrogenase mittels der Formazanreaktion ergab bei den ÄHZ eine maximale Tingierung gerade dieses basalen Zellabschnittes, während der "Farbkörper" bei den IHZ meist völlig gleichmäßig über den Zelleib verteilt war (VOSTEEN 1956). Nach SPOENDLIN und BALOGH (1964) zeigen die ÄHZ eine weitaus stärkere Succinodehydrogenaseaktivität, auch ist die Lactatdehydrogenase so gut wie ausschließlich auf diese Zellart beschränkt.

Kennzeichnend für die IHZ ist schließlich die Tatsache, daß ihr Cytoplasma besonders reichlich Ribosomen enthält, die nicht nur an die Lamellen des endoplasmatischen Reticulum gebunden, sondern massenhaft auch in Form frei verteilter Körnchen auftreten können (FRIEDMANN, 1962). Bei Säurealicarinfärbung zeigen die IHZ daher häufig eine auffallend starke Tingierung ihrer Zelleiber (MERKLE, 1954).

Wie durch zahlreiche experimentelle Untersuchungen nachgewiesen ist, geraten unter der Einwirkung von Schallimpulsen stets größere Bezirke der Basilarmembran in Schwingungen. Die erhebliche Ausdehnung der Resonanzkurven (v. BEKESY, 1928) und damit der Ansprechgebiete steht freilich in offenkundigem Widerspruch zu dem außerordentlich feinen Auflösungsvermögen des Innenohres. Da die umfangreichen Schwingungen der Trennwandmembranen höchstens eine grobe Voranalyse der einlaufenden Schallwellen zulassen, muß gefolgert werden, daß der grob arbeitende mechanische Sortierungsprozess durch eine Feinanalyse ergänzt wird (NEUBERT, 1954). Diese Feinanalyse wird offenbar vom nervösen Apparat vollzogen und durch die besondere Anordnung und nervöse Zusammenschaltung der HZ erreicht. Über das Koppelungsprinzip der Sinneszellen in den verschiedenen Windungsbereichen der Schnecke sind wir jedoch nur sehr unvollständig unterrichtet. Fest steht

lediglich die Tatsache, daß ÄHZ und IHZ sich in ihrem Innervationsmodus deutlich voneinander unterscheiden. Den neuesten Erkenntnissen zufolge werden beide HZ-Typen in komplexer Weise nicht nur von afferenten, sondern auch von efferenten Nervenfasern versorgt.

In ihrer Gesamtheit bilden die peripheren Cochlearisästchen komplizierte Geflechte, wobei die Einzelfasern nach WOLFF (1936) bis zu 12-mal in andere Richtungen abbiegen können. Infolge der fortgesetzten Richtungsänderungen und der dichten Zusammenbündelung ist es praktisch unmöglich an histologischen Präparaten die jeweiligen Neuriten über ihre gesamte Verlaufstrecke zu verfolgen und das Verteilungsmuster oder gar die spezielle Faserqualität exakt zu bestimmen. Zum groben Verhalten der Hörnervenfaserung ist zu sagen, daß die aus dem Modiolus peripherwärts vordringenden Nervenästchen zunächst zwischen den beiden Grenzplatten der Lamina spiralis ossea unter Anastomosenbildung einen dichten Plexus aufbauen, der im wesentlichen aus radiär gestellten Anteilen besteht, von denen freilich immer wieder apicalwärts aufsteigende Bündel abzweigen, Längszüge, die unter dem axialen Limbusabschnitt 3 parallel verlaufende und untereinander anastomosierende Spiralstränge bilden. Aus den Spiralsträngen scheren Fasern aus, die sich beiderseits der IHZ zum sog. 1. und 2. inneren Spiralfaserzug formieren. Die Neuriten der beiden inneren Spiralfaserzüge schlagen wiederum vorzugsweise eine apicale Richtung ein, um nach kurzem Verlauf unter Bildung von Neurofibrillenkelchen an der Basis der IHZ zu endigen. Auf Grund von Schallschädigungsversuchen, die eine ausschließliche Zerstörung der afferenten Bahnen zur Folge hatten, glauben M. und Cl. PORTMANN (1951, 54) annehmen zu können, daß die Spiralstränge und die aus ihnen hervorgehenden inneren Spiralfaserzüge bis zu 98 % aus efferenten (vegetativen?) vorwiegend für die IHZ bestimmten Neuriten bestehen. Die äußerst feine, fast marklose Faserung dieses efferenten Systems entspringt im Kern der oberen Olive und gelangt als Tr. olivocochlearis (RASSMUSSEN 1950) über die van OORTsche vestibulocochleare Anasto-

mose zum Hörnerven. Unabhängig von PORTMANN kam FERNANDEZ (1951) gleichfalls zu der Vorstellung einer ausgiebigen efferenten Versorgung der IHZ.

Die Hauptmasse der an die Ä- wie IHZ herantretenden Nervenfasern ist jedoch afferenter Natur. Ursprungsort für die gesamte afferente Faserung des CORTIschen Organs sind die Bipolaren des Ganglion spirale nervi cochleae. Die peripheren Neuriten dieser Mutterzellen ziehen vom ROSENTHALschen Kanal aus durch die Radiärstränge des innerhalb der Lam. spir. oss. liegenden Verteilerplexus, behalten auswärts davon die gleiche Richtung bei, um in gestrecktem Verlauf als "Orthoneuren" (HELD, 1926) des sog. "radialen Systems" die IHZ zu erreichen. Dort endigt jede Einzelfaser unter basaler Synapsenbildung an einer, zwei oder höchstens drei IHZ. Umgekehrt wird jede IHZ von 1 - 3 dieser Radialfasern versorgt. Die afferente Innervation der ÄHZ erfolgt über das "Spiralsystem" der "Spironeuren" (HELD 1926, LORENTE de NO 1932, FERNANDEZ 1951). Diese Spironeuren entstammen der Hauptmasse nach wiederum den Radialsträngen des genannten Verteilerplexus, zu einem kleinen Teil spalten sie sich von den Bündeln der inneren Spiralfaserzüge ab. In peripherwärts gerichtetem Verlauf durchsetzen beide Anteile die Habenula perforata, anschließend als nackte Tunnelfasern den CORTIschen Tunnel und den NUELschen Raum, um beim Erreichen der ÄHZ entsprechend deren Reihenstellung 3 - 5 längsverlaufende äußere Spiralfaserzüge zu bilden, deren teils auf- teils absteigende Fasern sich nach beiden Richtungen hin bis zu einigen Millimetern ausdehnen (FERNANDEZ, 1951). Während jeder Einzelneurit des Radialsystems nur 1 - 3 IHZ innerviert, sind im Bereich der äußeren Spiralfaserzüge zahlreiche Sinneszellen in einer Ausdehnung bis zu 1/4 Windung, im Extremfall bis zu 1/2 Windung an ein und dieselbe Faser angeschlossen (HELD 1926). Freilich innerviert die einzelne äußere Spiralfaser nicht alle in der betr. Reihe aufeinanderfolgenden Haarzellen, sondern meist nur jede zweite oder dritte. Mit

Kollateralen kann sie darüberhinaus auch noch an HZ der Nachbarreihen herantreten. Da die Versorgungsareale der äußeren Spiralfasern sich wechselseitig überlagern, ist anzunehmen, daß die Erregungen einer gegebenen ÄHZ über eine Mehr- bis Vielzahl von Neuriten abgeleitet werden. Die erhebliche Längenausdehnung des jeweiligen Innervationsgebietes hat außerdem zur Folge, daß die einzelne Spiralfaser samt ihrer Mutterzelle von mehreren Reizfrequenzen erreicht werden kann.

Kurz zusammenfassend läßt sich der differente Innervationsmodus von ÄHZ und IHZ wie folgt präzisieren: Während die IHZ bei isolierter Ableitung der Impulse aus einigen wenigen Rezeptoren über die sog. Radialfasern afferent, außerdem über die inneren Spiralfaserzüge ausgiebig efferent versorgt werden, erhalten die ÄHZ über die äußeren Spiralfaserzüge eine - wie es scheint - fast ausschließlich afferente Innervation, wobei die Erregungen nicht nur einzelner Zellen,sondern von ganzen Zellreihen ein und derselben Nervenfaser zugeführt werden. Neuerdings hat ANDRZEJEWSKI (1956) darauf hingewiesen, daß jedenfalls auch die ÄHZ an die efferente Leitung angeschlossen sind.

Ab- und Zuleitung der Nervenimpulse vermitteln N e r v e n e n d i g u n g e n, die unter feinster Aufsplitterung ihrer Neuriten den basalen, abgerundeten Abschnitt der Sinneszellen kelchartig umfassen. Bei den IHZ sind diese Endverästelungen im Gegensatz zu den ÄHZ so dicht, daß es unmöglich ist, die Zugehörigkeit der Neurofibrillenbündelchen zu den jeweiligen Nervenfasern zu bestimmen (FERNANDEZ, 1951). An der Oberfläche der HZ laufen die Telofibrillen schließlich in Endkölbchen aus, die sich unter Zwischenschaltung eines submikroskopisch feinen Synapsenspaltes dem Plasmalemm der betr. HZ dich anschmiegen. Auch in der Ausgestaltung dieser synaptischen Endformationen weichen die beiden HZ voneinander ab. An den IHZ bilden sich neben länglichen, spindelförmigen, seitlich an den Zelleibern emporkletternden Endkölbchen, plumpere rundliche Auftreibungen, die mit besonders reichlichen synaptischen Bläschen ausgestattet sind und von SMITH und SJÖSTRAND (1961) dem efferenten

System zugeschrieben werden. Die Nervenendigungen der ÄHZ zeigen insofern eine noch weitergehende Spezialisierung als sie drei nach Form, Größe und Ausstattung mit Zellorganellen (Bläschen und Mitochondrien) voneinander differente Haupttypen abgrenzen lassen (DAVIS, 1962).

Den morphologischen Differenzen entsprechen deutliche Unterschiede im funktionellen Verhalten der beiden Zellarten. Kennzeichnend für die ÄHZ ist, daß sie auf adäquate wie auf inadäquate Reize in äußerst empfindlicher Weise schnell reagieren. Diese Tatsache ist durch eine große Zahl experimenteller Untersuchungen erhärtet. So kommt es - wie einleitend bereits erwähnt - unter der Einwirkung von Schallreizen einer physiologischen Größenordnung gerade bei ihnen im Bereich der jeweiligen Ansprechgebiete schon innerhalb kurzer Zeit (15 Min.) zu beträchtlichen Kernschwellungen, die in der ersten Reihe beginnen, um bei Zunahme von Reizdauer und -stärke auf die 2. und 3. Reihe der ÄHZ überzugreifen. Dieser Funktionsformwechsel (ALTMANN, 1952) der Kerne, der mit geringgradigen Veränderungen der Zelleiber vergesellschaftet ist, stellt eine normale durch Störung des Stoffwechselgleichgewichtes ausgelöste Reaktion dar, die mit Aufhören des Reizes wieder rückgängig gemacht wird, also reversibel ist (NEUBERT 1954, NEUBERT und WÜSTENFELD 1955, BECK 1959). NEUBERT vermutet, daß es sich um Prozesse handelt, die während der Belastungsphase unter An- und Abschwellen der Kerne in Form langsamer Kernpulsationen einen rhythmischen Ablauf nehmen. An den IHZ dagegen stellen sich bei physiologischen Schallbelastungen keinerlei faßbare morphologische Veränderungen ein. Erst bei Anwendung von Unterbrechertönen gelang es, auch bei dieser Zellart Kernschwellungen zu erzielen (NEUBERT, WÜSTENFELD und HARTZENDORF, 1961).

Eine Steigerung der Schallbelastung in das Gebiet unphysiologisch hoher Reizgrößen führt zu den bekannten Erscheinungen des Schalltrauma. Die dabei zu beobachtenden Zellreaktionen erfassen wiederum von innen nach außen fortschreitend als erstes die 3 Reihen der ÄHZ (RUEDI und

FURRER 1946, BECK 1959). Sie äußern sich in Kernschwellungen bis zum 8-fachen Ausgangsvolumen, sowie in Kernschrumpfungen. Die Kerngrößenänderungen, die zunächst noch reversibel sind, führen schließlich über Pyknose und Karyolyse zum Zelltod. Gleichzeitig und in der gleichen Reihenfolge kommt es zu einer zunehmenden Alteration auch der Zelleiber, die unter Aufquellen mehr und mehr an Eiweiß und RNS verarmen (BECK und MICHLER, 1959). Die nekrobiotischen Prozesse erfassen somit zuerst die ÄHZ, sie greifen dann auf die Stützzellen über und erst wenn deren Degeneration eingeleitet ist, folgen die IHZ nach (RUEDI und FURRER 1946, WERNER 1940, 1953, NEUBERT, WÜSTENFELD und HARTZENDORF 1961).

Auch inadäquaten, physikalisch-chemischen Reizen gegenüber erweisen sich die ÄHZ als extrem empfindliche Elemente. So reagieren sie auf Sauerstoffmangel (BECK, 1957), auf Kälte- oder Wärmeeinwirkung, oder auf transkapsuläre Ultraschallapplikation (BECK, 1959) schon nach kurzer Einwirkungsdauer mit den typischen u. U. zum Zelltod führenden Kern- und Plasmaveränderungen. Ganz entsprechende Bilder lassen sich nach Verabreichung großer Dosen ototoxischer Substanzen wie des Streptomycins (NAKAMURA 1957, NEUMANN und NEUBERT 1958) oder des Kanamycins (BECK und RIEHL, 1962) beobachten. All diesen Noxen gegenüber sind die IHZ wesentlich resistenter. Erst, wenn die degenerativen Prozesse an den ÄHZ einen erheblichen Umfang erreicht haben, stellen sich auch im Bereich der IHZ Kernschwellungen, Schrumpfungen, Pyknosen und schließlich Nekrolysen ein (NEUBERT 1958, BECK und MICHLER 1959).

Trotz der auffallenden Diskrepanz im Verhalten von ÄHZ und IHZ konnte bisher nicht geklärt werden, welche speziellen Funktionen den beiden Haarzellenarten beim Hörvorgang zukommt. Auf Grund umfassender Erhebungen über die bioelektrischen Erscheinungen am Innenohr sind TASAKI, DAVIS, ELDREDGE 1954, ENGSTRÖM 1955, MATSUAKAE, KMISCHI und NAKAMURA 1957 sowie SPOENDLIN 1959 zu der Auffassung

gelangt, daß die ÄHZ mit ihren wandständigen Membransystemen (s. S. 9) den Ursprungsort des Mikrophoneffektes darstellen. Für die Richtigkeit dieser Vorstellung spricht die Tatsache, daß die Mikrophonics auf dem Stadium der Schwell- und Schrumpfkerne deutlich absinken (MITZU, KASHI, NAKAMURA, KONISHI 1957, BECK 1959). Die Erzeugung des Summating-Potentials von PESTALOZZA, DAVIS, ELDREDGE (1957) hingegen wird den IHZ zugeschrieben.

Unter Hinweis auf die Ergebnisse elektrophysiologischer Versuche sowie von Schallschädigungsexperimenten schloß RANKE (1953), daß die relativ unempfindlichen IHZ unter Kontrastanhebung "die Tonhöhe sehr genau messen, während die ÄHZ zwar sehr empfindlich sind, dafür aber nur eine geringere Genauigkeit in der Bestimmung der Tonhöhe zulassen". Freilich meint RANKE: Es lassen sich jedoch ebenso gut Gesichtspunkte dafür anführen, daß die multiple Innervation der ÄHZ zu einer sehr feinen Tonhöhenunterscheidung geschaltet sein kann. Auch BOCCA (1952) und KOBRAK (1953, 1954) messen dem unterschiedlichen Innervationsmodus der HZ entscheidende Bedeutung bei. Ihren Vorstellungen zufolge sollen die zusätzlich efferent versorgten IHZ das akustische Raumempfinden, d. h. das "Hörfühlen", die rein afferent innervierten ÄHZ dagegen das spezifische Tonempfinden, d. h. das "Hörhören" vermitteln. In seiner Abhandlung über "Theorie und Praxis des cochleovestibulären Hörprinzips" (1954) weist KOBRAK außerdem darauf hin, daß eine Arbeitsteilung zwischen den beiden HZ-Typen schon deshalb anzunehmen ist, weil im CORTIschen Organ "monophones und polyphones Hören verschieden lokalisiert sein müssen". Die Vermittlung des monophonen Hörens schreibt er den ÄHZ, des polyphonen Hörens den IHZ zu. Eine andere Auffassung vertritt PÖTZL (1954). Er ist der Meinung, daß die IHZ enge Beziehungen zu einer scharfen Lokalisation und Diskrimination haben, die ÄHZ dagegen mehr zur Tonverbindung und zur Bildung komplexer Muster auf der Membrana basilaris sowie zur Verschmelzung und Konsonanz bestimmt sind. RUEDI und FURRER (1946) leiten aus den Befunden ihrer Lärmschädigungsversuche eine

Zweiortstheorie ab, welche besagt, daß die ÄHZ vor allem im unteren Schneckenbereich als flächenhafte Lautstärkerezeptoren fungieren, wobei ihnen die IHZ als punktförmig erregbare und pitchwahrnehmende Elemente zugeordnet sind. Da die IHZ erst bei größeren Reizintensitäten in Aktion treten, vermutet MEYER zum GOTTESBERGE (1949), daß sie die Vermittlung "laut", die schon bei geringen Schalldrucken ansprechenden ÄHZ dagegen die Vermittlung von "leise" übernehmen. BECK (1959) schließlich ist der Auffassung, daß die IHZ zur Unterstützung der ÄHZ erst bei Intensitäten entscheidend in Aktion treten, bei denen die letzteren bereits eine starke Beanspruchung ihres Stoffwechsels aufzeigen. Sie wären demnach "als eine Art Reserve des Ohres zu betrachten".

Die wenigen im Vorstehenden zitierten Literaturangaben mit ihren teilweise widerspruchsvollen Deutungen beweisen, daß unsere Vorstellungen von den spezifischen Leistungen der beiden HZ-Typen bisher über Vermutungen nicht hinausgekommen sind. Ebenso unklar bleibt die Frage, warum die IHZ im Vergleich zu den ÄHZ nicht nur adäquaten sondern gerade auch inadäquaten Reizen gegenüber so erstaunlich unempfindlich sind.

Mit unseren eigenen Untersuchungen wollen wir versuchen, einen Beitrag zur Klärung dieser Fragen zu liefern.

III. MATERIAL UND METHODE

1. Beschallungstechnischer Teil

Für Beschallungsexperimente sind Meerschweinchen besonders geeignet, da ihre knöcherne Cochlea turmartig in die Bulla tympanica vorragt und nur die Basalwindung in das Os petrosum eingelassen ist. Bei unseren Versuchen verwendeten wir männliche und weibliche, 6 - 8 Wochen alte, also ausgewachsene Tiere, die von Geburt an unter denselben äußeren Bedingungen gehalten worden waren. Zur Beschallung bedienten wir uns der gleichen technischen Anlage, mit der NEUBERT und WÜSTENFELD ihre Untersuchungen zur Erfassung der cellulären Ansprechgebiete im Innenohr durchgeführt hatten. Um störende Außengeräusche, die zu einer Verzerrung und Überlagerung sinusförmiger Schwingungen führen, auszuschalten, wurde in einen 3 x 2 x 1,7 m großen Kelleraum gearbeitet, der zur Schallisolierung mit einer 20 cm dicken Glaswollschicht und mit Nebauniton-Platten ausgekleidet war. Inmitten dieses weitgehend schalltoten Raumes stellten wir als eigentlichen Beschallungsbehälter einen 2 x 1 x 1 m großen Kasten auf, der gleichfalls aus Neba-Platten gefertigt und zusätzlich mit einer 10 cm dicken Glaswollschicht isoliert war. An seiner Stirnseite waren 6 Breitbanddoppellautsprecher und zur Beobachtung der Tiere eine Plexiglasscheibe eingelassen. Um gleichmäßige Versuchsbedingungen einhalten zu können, mußten die Tiere mittels eines grobmaschigen Hartgumminetzes frontal zur Schallquelle genau im Zentrum des Schallfeldes fixiert werden. Als Tonquelle für Frequenzen zwischen 20 und 20.000 Hz fand ein RC-Niederfrequenzgenerator und ein Mischpultverstärker Verwendung. Zur Tonunterbrechung bzw. -zerlegung wurde zwischen Lautsprecheraggregat und Mischpultverstärker ein abstufbares Unterbrechergerät eingeschaltet. Es gestattete, einen Sinuston 2, 4 und 8-mal pro Sekunde gleichmäßig zu unterbrechen. Mit diesem Gerät war es nicht möglich, mehr als 8 Unterbrechungen pro Sekunde vorzunehmen, ohne daß störende Nebengeräusche auftraten. Die im Schallfeld eingehaltene Tonintensität wurde immer wieder mit einem

Schallpegelmesser der Firma RHODE & SCHWARTZ getestet und ggf. einreguliert.

2. Präparatorisch-histotechnischer Teil

Um die experimentell erzeugten Kernschwellungen im Gesamtbereich des CORTIschen Organs nach Zahl und Lage ermitteln zu können, fertigten wir nach dem von NEUBERT angegebenen Verfahren Häutchenpräparate der Schneckentrennwand an. In Anpassung an die erheblichen Schwierigkeiten des Objektes mußte dieses Verfahren von Fall zu Fall immer etwas modifiziert werden. Zur Vermeidung von Kerngrößenänderungen, wie sie nach KRANTZ (1951, 54) unter der Einwirkung von Narkotika auftreten, wurden die Meerschweinchen ohne Anwendung von Betäubungsmitteln sofort nach Beendigung der Beschallung mit einer Spezialguillotine dekapitiert, ein Verfahren das außerdem den Vorteil hat, Streßwirkungen weitgehend auszuschalten. Anschließend folgte die Exartikulation der Mandibula und die Entfernung aller Muskelansätze von der Bulla tympanica. Danach wurde vom Meatus akust. ext. mit einer Schere ein keilförmiger Sektor aus der basalen Wand der Bulla herausgeschnitten und von dem entstandenen Loch aus das Dach der Bulla mit einer Pinzette schrittweise abgetragen. Um das Eindringen der Fixierungsflüssigkeit zusätzlich zu beschleunigen wurde das Gehirn herausgenommen, der Schädel halbiert und unmittelbar hinter der Orbita frontal durchtrennt. Immer mußte versucht werden, die Zeit zwischen Dekapitation und Fixierungsbeginn möglichst kurz zu halten. Bei dem von uns gewählten Vorgehen betrug diese Spanne einheitlich zwischen 2 1/2 bis 3 Minuten (WÜSTENFELD: 2 1/2, MERKLE: 5 - 7 Min.).

Das so gewonnene Material wurde zur Fixierung für 24 Stunden in eine 10 %-ige Formalinlösung eingelegt und danach über 1 bis 2 Stunden in fließendem Wasser ausgewaschen. Es folgte die Abtragung des Schädelrestes bis auf die Cochlea und deren unmittelbare Umgebung. Zur Eröffnung der Schnecke bedienten wir uns eines elektrischen Feinbohrers,

wobei unter dem binocularen Operationsmikroskop von ZEISS zunächst die Basalwindung aus dem Felsenbein herausgefräst und die knöcherne Schneckenkapsel soweit abgeschliffen wurde, daß sie ohne größere Schwierigkeiten mit einer feinen, keilförmig zugespitzten Präpariernadel herausgebrochen werden konnte. Um während dieser und der nachfolgenden Präparationen die Schnecke festhalten zu können, ließen wir stets einen Felsenbeinspan stehen. Die Absprengung der durch den Schliff hauchdünn gewordenen knöchernen Schneckenkapsel wird am besten an der ohnehin dünnwandigen Schneckenspitze begonnen und von dort aus basalwärts fortgesetzt. Freilich gelingt es nicht immer, das Lig. spir. rechtzeitig von der Knochenkapsel zu lösen, so daß es vielfach am Übergang in die Basilarmembran abreißt. Da das Abreißen stets lateral zum CORTIschen Organ erfolgt, ist dieser Defekt jedoch bedeutungslos, umsomehr, als es in einem weiteren Präparationsgang notwendig wird, das Lig.spir. und die REISSNERsche Membran zu entfernen. Sodann ist die Membrana tectoria abzutragen, was am besten in der Weise geschieht, daß man sie am Helicotrema beginnend mit einer feinen Pinzette modiolus-wärts umbiegt und von der Schneckenspitze zur Basis möglichst durchlaufend herauszieht. Zur Entnahme des nunmehr frei vorliegenden CORTIschen Organs wird die Lam. spir. oss.am Modiolus abgebrochen und zusammen mit der Lam. spir. membranacea in 1/2 bis 1 Windung großen Abschnitten herausgeschnitten. Die in apicobasaler Richtung abgetragenen Sektoren wurden getrennt weiter behandelt und zur Kennzeichnung ihrer genauen Lage in ein Schneckendiagramm eingetragen.

Für die Färbung der Häutchenpräparate verwendeten wir das Gallocyanin-Chromalaun-Verfahren nach ROMEIS, das insbesondere die Zellkerne in präziser Weise zur Darstellung bringt. Da sich die zarten Häutchen bei der anschließenden Entwässerung im aufsteigenden Alkohol und beim Übergang in Xylol bzw. Cädax stark einrollen, müssen sie vor Auflegen des Deckglases mit großer Vorsicht gestreckt werden. Außerdem ist darauf zu achten, daß das CORTIsche Organ nach oben, die tympanale Belegschichte nach unten zu liegen kommt.

IV. BESCHALLUNGSVERSUCHE

(Ergebnisse und Schlußfolgerungen)

Unseren definitiven Beschallungsversuchen schickten wir zwei Reihen von Kontrollversuchen voran. Die Beschallung wurde dabei mit 3000 Hertz, 90 Dezibel sowie mit 7000 Hz, 95 dB und jeweils 35 Minuten Beschallungsdauer durchgeführt. Die Auswertung dieser Versuche bestätigte Lage und Verteilung der Schwellkerne äußerer Haarzellen (ÄHZ) in den bereits bekannten, grob frequenzabhängigen Windungsbereichen. Da stets relativ große Areale der Basilarmembran ergriffen wurden, erscheint es zwar schwierig, allein auf Grund der morphologischen Befunde die Frequenzanalyse exakt zu definieren, doch sind die Ansprechgebiete immerhin so konstant, daß es unter Heranziehung statistischer Mittelungsverfahren möglich sein dürfte, näheren Einblick in die Frequenzaufschlüsselung zu bekommen. In allen Präparaten fanden wir bei der Anwendung reiner Sinustondauerbeschallung ohne Unterbrechung in der Reihe der inneren Haarzellen (IHZ) keinen einzigen vergrößerten, ausgeprägten Schwellkern. Somit bestätigten diese Vorversuche die von NEUBERT (1952), MERKLE (1954) und BECK (1955/1956) nach kontinuierlicher Tongabe erhobenen Befunde.

Kernschwellungen der IHZ wurden nur ausnahmsweise unter besonderen Versuchsbedingungen in Einzelfällen gefunden. BECK (1959) beobachtete sie beispielsweise nach Kälteeinwirkung. HARTZENDORF, WÜSTENFELD und NEUBERT (1961) untersuchten das Verhalten innerer Haarzellen bei systematisch modifizierten Reizfrequenzen, Intensitäten und Beschallungszeiten, ohne daß auch dabei die Kerne eine deutliche Volumenzunahme zeigten. Erst als sie mit Unterbrechertönen arbeiteten, gelang es, regelmäßig auch Schwellungen der Kerne IHZ in den verschiedensten Windungsbereichen hervorzurufen.

Da HARTZENDORF, WÜSTENFELD und NEUBERT in einer Beschallungsserie mit 33 mal pro Minute unterbrochenen Sinustönen (jede 2. Sekunde eine Unterbrechung) an den IHZ insgesamt 43 Schwellkerne, in einer 2. Beschallungsserie mit 64, d. h. doppelt so vielen Unterbrechungen pro Minute, hingegen 77 Schwellkerne IHZ fanden und somit einen Anstieg um etwa 100 % zu verzeichnen hatten, ließen wir den beiden Vorversuchen mehrere Serien mit 2, 4 und 8 mal pro Sekunde unterbrochenen Tönen folgen. Anlaß zu diesem Vorgehen bildete die Frage, ob mit weiterer Verkürzung der Tonimpulse auch eine weitere Zunahme der Schwellkerne erfolgt. Zum besseren Vergleich wählten wir bei unseren Versuchen ebenso wie HARTZENDORF, WÜSTENFELD und NEUBERT eine Beschallungsdauer von 35 Minuten, da bei dieser Belastungszeit äußere wie innere Haarzellen Ansprechmaxima zeigen.

Die folgende Tabelle gibt einen Überblick über unsere verschiedenen Versuchsserien:

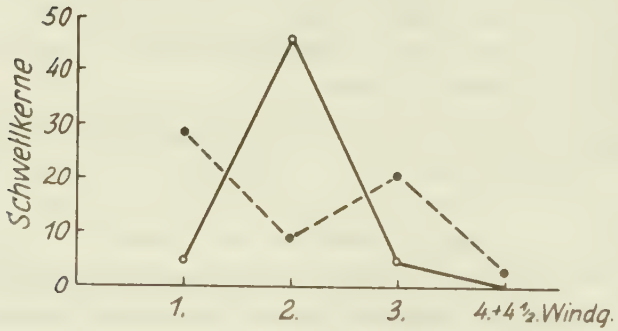
Tabelle 1

	Serie	Frequenz in Hertz	Lautstärke in Dezibel	Unterbr. pro Sek.	Beschallungszeit in Min.	Zahl d. Tiere
Reihe I	1	4000	95	2	35	10
Reihe II	2	3000	85	4	35	10
	3	4000	95	4	35	12
	4	7000	85	4	35	12
	5	10000	90	4	35	12
Reihe III	6	4000	90	8	35	12
	7	10000	85	8	35	12

Nur die eindeutig geschwollenen Kerne wurden für jeden einzelnen Versuch lagegerecht in ein Schneckenschema eingetragen, ausgezählt und dann statistisch ausgewertet. Bei der Vielzahl der Untersuchungen mußte auf eine systematische Ausmessung der Kerngrößen verzichtet werden. Die nur

geringgradig vergrößerten "Übergangskerne" wurden daher nicht berücksichtigt. Zur übersichtlichen Darstellung der Schwellkernverteilungen fertigten wir für die einzelnen Versuchsreihen Diagramme an. Die ausgezogenen Linien geben für die jeweilige Serie die Mittelwerte in der Verteilung der äußeren Haarzellen, die gestrichelten Kurven die Mittelwertsbildungen der inneren Haarzellen wieder.

Diagramm 1:



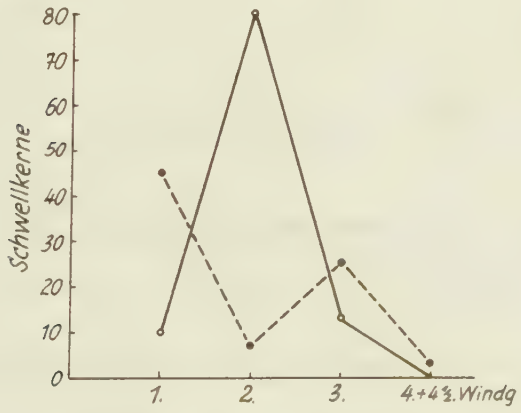
Beschallung mit 400 Hz, 95 dB, 2 Unterbrechungen pro Sekunde, 35 Minuten.
AHZ: —; IHZ: ---

Bei Serie 1 sind in der 1. und 3. Windung nur vereinzelt Schwellkerne der ÄHZ zu finden, während ein klares Ansprechmaximum in der 2. Windung auftritt. Die Schwellkerne der IHZ sind über die gesamte Länge der Basilarmembran verteilt. Ihre größte Dichte liegt in der 1. Windung; sie fällt bis zur 2. leicht ab, um in der 3. erneut anzusteigen. Danach kommt ein kontinuierlicher Abfall bis zum Helicotrema zustande. Die Maxima der äußeren und inneren Haarzellen zeigen somit eine ähnliche Verteilung wie bei den Versuchen von HARTZENDORF, WÜSTENFELD und NEUBERT, bei denen 33 mal pro Minute, also jede 2. Sekunde, die Sinustöne 1 mal unterbrochen wurden. Da bei ihren Beschallungsreihen mit 64 Unterbrechungen pro

Minute eine ganz andere variationsstatistische Verteilung der Schwellkerne innerer Haarzellen entlang der Basilarmembran zustande gekommen war, arbeiteten wir zur Klärung der Frage, ob die Unterbrecherfolge alleine für das Verteilungsmuster verantwortlich ist, zusätzlich mit 2, 4 und 8 Unterbrechungen pro Sekunde, wobei zugleich die Frequenz abgewandelt wurde. Die Verteilungskurven der IHZ setzten wir zu denen der ÄHZ in Beziehung.

Bei Beschallung mit 3000 Hz, 85 dB, 4 Unterbrechungen pro Sekunde, 35 Minuten Einwirkungsdauer fanden sich in der 1. und 3. Windung gleichmäßig verteilt einige wenige Schwellkerne der ÄHZ, während es in der 2. Windung zu einem höheren Maximum als bei der vorhergehenden Serie kam (Serie 2). In der Spitzenwindung blieben auch dabei typische Kernvergrößerungen der ÄHZ aus. Das Verhalten der Schwellkerne der IHZ zeigte eine genau gegensinnige Tendenz, d. h. bereits in der Mitte der 1. Windung lag ein Gipfel, während in der 2. Windung, also im Gebiet des Schwellungsmaximums der ÄHZ ein Minimum bestand. In der 3. Windung stieg die Häufigkeit von Großkernen wieder an. Der Wert der 1. Windung wurde dabei zwar nicht mehr erreicht, doch überstieg die Schwellungshäufigkeit der IHZ wieder die der ÄHZ.

Diagramm 2:

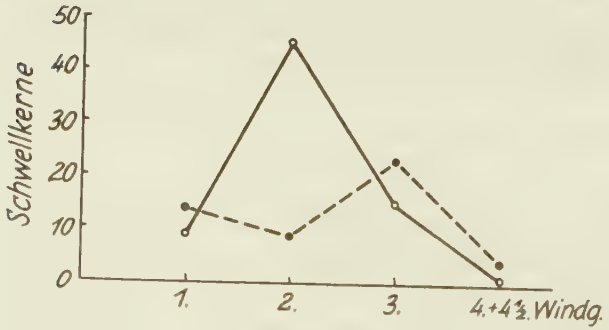


Beschallung mit 3000 Hz, 85 dB, 4 Unterbrechungen pro Sekunde, 35 Minuten.

Das Diagramm der Versuchsserie 2 zeigt bei abgeänderter Unterbrecherfolge eine gewisse Ähnlichkeit mit Diagramm 1, wenngleich die Verteilungsunterschiede in der 2. Serie größer waren.

Trotz gleicher Unterbrechungszahl von 4 pro Sekunde trat nun bei Frequenzwechsel auf 4000 Hz (Serie 3) eine Änderung der Schwellkernverteilung gegenüber der Serie 2 auf. Obwohl das Schwellungsmaximum der äußeren Haarzellen noch in der 2. Windung lag, fanden sich doch in wiederholten Versuchen vermehrt Kernschwellungen bereits am Ende der 1. Windung, während Schwellkerne der inneren Haarzellen mit geringerer aber gleichmäßigerer Häufigkeit in der 1. und ohne signifikante Minderung auch in der 2. Windung auftraten, um wieder relativ gehäuft in der 3. Windung in Erscheinung zu treten.

Diagramm 3:

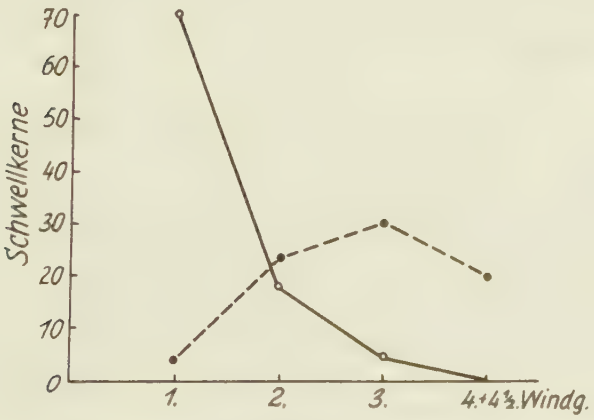


Beschallung mit 4000 Hz, 95 dB, 4 Unterbrechungen pro Sekunde, 35 Minuten.

Trotz konstanter Unterbrecherfolge kam es also zu einem Unterschied im Verteilungsmuster allein schon durch den Frequenzwechsel. In den ersten 3 Versuchsserien blieb die oberste Windung nicht nur frei von Schwellkernen der äußeren Haarzellen, sondern auch ausgesprochen schwellkernarm für die inneren Haarzellen.

Auch bei der Beschallungsfrequenz 7000 Hz (Diagramm 4) lagen die Schwellungsmaxima der ÄHZ und der IHZ in verschiedenen Windungsabschnitten, jedoch in differenter Relation insofern, als das Ansprechband der ÄHZ jetzt mit einer absoluten Kernschwellungshäufigkeit von der Mitte bis zum Ende der 1. Windung reichte, während in gegenläufiger Tendenz der Schwellungsgipfel der IHZ-Kerne wiederum helicotremawärts verschoben war. Warum die Schwellungsmaxima der Kerne äußerer bzw. innerer Haarzellen bei unseren sämtlichen Versuchen nicht, - wie an sich zu erwarten -, zusammenfallen, bleibt fraglich. Die basale wie apicale Verschiebung beider Gipfel erfolgt jedoch offenbar in Abhängigkeit von der Reizfrequenz.

Diagramm 4:

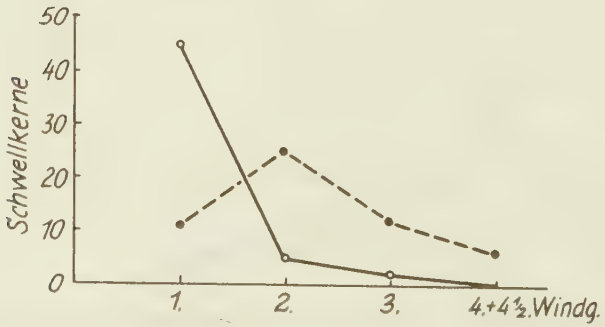


Beschallung mit 7000 Hz, 85 dB, 4 Unterbrechungen pro Sekunde, 35 Minuten.

Auch aus dem Diagramm 4 geht das gegensinnige Verhalten äußerer und innerer Haarzellen trotz Verlagerung der Ansprechgebiete deutlich hervor. Dem absoluten Kernschwellungsmaximum äußerer Haarzellen in der 1. Windung entspricht ein absoluter Tiefpunkt der inneren Haarzellen, während dem helicotremawärts erfolgten steilen Abfall der ÄHZ eine signifikante Zunahme von Kernschwellungen innerer Haarzellen entspricht. Beide Gipfelpunkte sind damit noch deutlicher auseinandergerückt.

In der letzten mit 4 Unterbrechungen pro Sekunde durchgeführten Versuchsserie 5 erfolgte die Beschallung bei einer Frequenz von 10. 000 Hz. Auch hierbei lag das maximale Ansprechareal der ÄHZ erwartungsgemäß und entsprechend früheren Beobachtungen in der Basalwindung, während in der 2. und 3. Windung weniger Schwellkerne zu finden waren als bei einer Beschallung mit 7000 Hz. Der in der vorhergehenden Serie 4 so eklatante helicotremawärts gerichtete Anstieg der Schwellkerne innerer Haarzellen setzte sich nun nicht weiter fort, wie man zunächst hätte annehmen können; vielmehr lagen die meisten Schwellkerne der IHZ bereits in der 2. Windung, so daß jetzt eine verstärkte gegensinnige Kurvenanhebung nach oben hin fehlte. Auch waren in der 1. Windung innerhalb des absoluten Maximum äußerer Haarzellen nicht wenige Kernschwellungen der IHZ vorhanden.

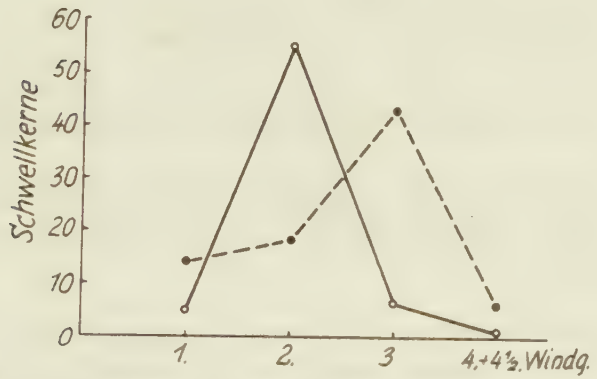
Diagramm 5:



Beschallung mit 10. 000 Hz, 80 dB, 4 Unterbrechungen pro Sekunde, 35 Minuten.

In weiteren Versuchsserien wurden die Sinustöne 8 mal pro Sekunde unterbrochen. Bei der Beschallung mit 4000 Hz, 90 dB, 35 Minuten Dauer (Diagramm 6), lag das Ansprechmaximum der ÄHZ wiederum in der 2. Windung wie bei der 3. Serie, bei der ebenfalls mit 4000 Hz beschallt worden war. Die häufigeren Unterbrechungen führten jedoch vor allem zu einer stärkeren Anhebung des Kurvengipfels der IHZ in der 3. Windung, so daß die ausgeprägten Maxima beider Zellpopulationen fast in gleicher Höhe nebeneinander liegen.

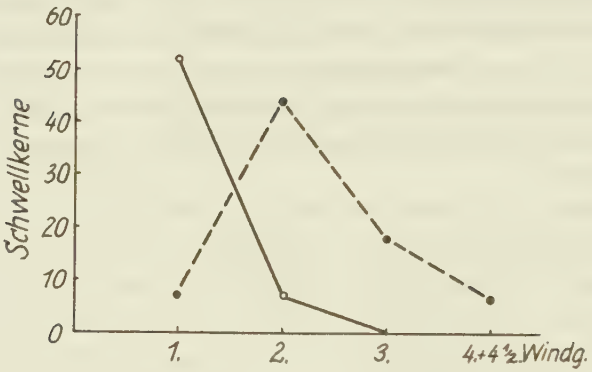
Diagramm 6:



Beschallung mit 4000 Hz, 90 dB, 8 Unterbrechungen pro Sekunde, 35 Minuten.

Dabei dürfte es sich nicht um einen Zufallsbefund gehandelt haben. Vergleicht man nämlich die nächste Versuchsserie 7, bei der ein Reizton von 10. 000 Hz 8 mal pro Sekunde unterbrochen worden war, mit der Serie 5 (10. 000 Hz, 4 Unterbrechungen pro Sekunde) so macht sich ganz analog wieder eine signifikante Anhebung des Maximum der IHZ geltend, das gleichfalls in der 2. Windung liegt.

Diagramm 7:

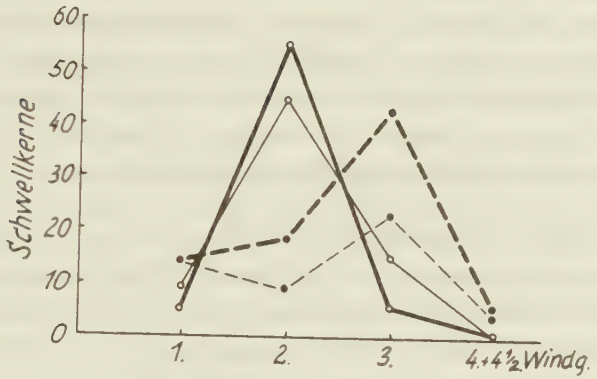


Beschallung mit 10.000 Hz, 85 dB, 8 Unterbrechungen pro Sekunde, 35 Minuten.

Auch in dieser Serie 7 waren die meisten Schwellkerne der äußeren Haarzellen erwartungsgemäß steigbügelnahe am Ende der 1. und am Anfang der 2. Windung aufgetreten.

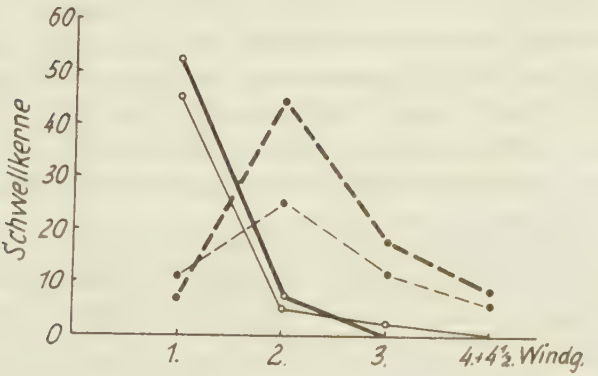
Trägt man die Kurven gleicher Beschallungsfrequenzen (Diagramm 8 und 9), aber differenter Unterbrecherfolge in das gleiche Diagramm ein, so wird neben der Frequenzabhängigkeit der Ansprechgebiete vor allem die Bedeutung der Unterbrecherfolge für die Höhe des Kernschwellungsmaximum der inneren Haarzellen ersichtlich. Kernschwellungsschwerpunkte, wie sie NEUBERT und WÜSTENFELD (1955) in Frequenz- und Intensitätsabhängigkeit für die äußeren Haarzellen fanden, treten dementsprechend auch an den inneren Haarzellen auf. Noch deutlicher als bei der Reizung der ÄHZ mit eingeschwungenen Sinustönen kommt dies durch die gezeigte Maximaanhebung der IHZ bei Reizung mit unterbrochenen Tönen zum Ausdruck.

Diagramm 8:



4000 Hz, 95 dB, 4 Unterbrechungen pro Sekunde, 35 Minuten,
4000 Hz, 90 dB, 8 Unterbrechungen pro Sekunde, 35 Minuten.

Diagramm 9:



10.000 Hz, 90 dB, 4 Unterbrechungen pro Sekunde, 35 Minuten,
10.000 Hz, 85 dB, 8 Unterbrechungen pro Sekunde, 35 Minuten.

In beiden Diagrammen (8 und 9) beziehen sich die dünner gezeichneten Kurven auf die 4-malige Unterbrechung pro Sekunde, die stärker ausgezogenen auf die 8-malige Unterbrecherfolge.

Bei weiteren Untersuchungen wird im Hinblick auf die Beobachtung "rhythmischer Pulsationen der ÄHZ" auch die Bedeutung der Beschallungszeit für die IHZ zu berücksichtigen sein. Die bisher erhobenen Befunde deuten auf einen Zusammenhang zwischen den Schwellkernmaxima mit den Ein- und Ausschwingvorgängen hin. Experimente mit reinen Rechteckimpulsen werden dazu beitragen können, neben der Bedeutung der Impulsfolge auch den Einfluß des Amplitudenanstiegs noch genauer zu analysieren.

HARTZENDORF, WÜSTENFELD und NEUBERT hatten bei 1 mal pro Sekunde unterbrochenen Sinustönen gegenüber einer Unterbrechung nach jeder 2. Sekunde eine Erhöhung der Gesamtzahl aller Schwellkerne innerer Haarzellen auf fast das Doppelte beobachtet. Zum Vergleich setzten wir daher die Summe der Kernschwellungen innerer Haarzellen zu der der äußeren Haarzellen in Beziehung und fanden folgende Durchschnittswerte:

Tabelle 2

Hz	Unterbrechungen pro Sekunde	IHZ	ÄHZ	Quotient
4000	4	50	70	0, 714
4000	8	81	67	1, 208
10000	4	54	52	1, 038
10000	8	77	59	1, 305

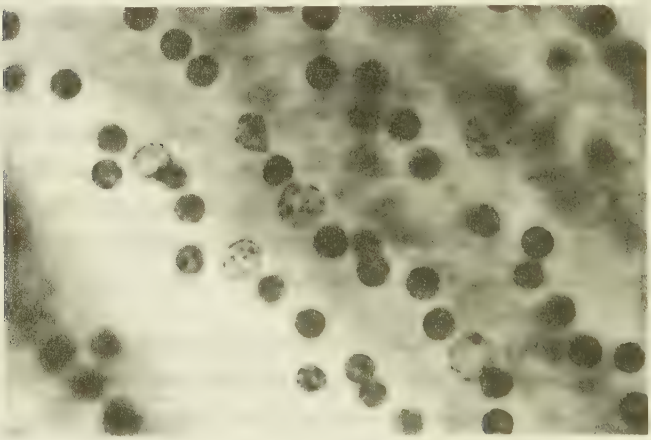
Da praktisch gleiche Beschallungszeiten und Intensitäten eingehalten worden waren, läßt sich aus Tabelle 2 die Abhängigkeit der Schwellungsquotienten von der Impulsfolge, aber auch von der Frequenz ersehen. Die Ermittlung genauerer Daten freilich macht die Aufarbeitung eines unverhältnismäßig größeren Materials erforderlich. Sicher ist, daß bei Anwendung entsprechender Reize auch die IHZ morphologisch und funktionell keineswegs so inaktiv bleiben wie bislang nach Anwendung von Sinusdauertönen angenommen worden war. Berücksichtigt man überdies, daß der einen Reihe

der IHZ beim Meerschweinchen 3 Reihen der ÄHZ gegenüber stehen, dann sprechen bei Bezug auf die einzelnen Haarzellenreihen die inneren Haarzellen sogar stärker an als die äußeren Haarzellen, eine Tendenz, die unter Berücksichtigung des etwas größeren Abstandes der einzelnen inneren Haarzellen, also der geringeren Dichte und geringeren Gesamtzahl pro Reihe nur noch unterstrichen wird. Bei der Bewertung der Reaktionsfähigkeit der beiden Haarzellentypen tritt die Frage, ob die Kernschwellungen den morphologischen Ausdruck einer normalen Belastung oder bereits Anzeichen einer beginnenden Schädigung darstellen, zurück. BECK, der mit erheblich höheren Schalldrucken von 120 - 130 dB arbeitete, wird naturgemäß weit eher irreparable Schädigungen der Haarzellen erhalten haben als wir mit Schalldrucken um 90 dB. Da bei unseren Versuchen mit periodischer Reizunterbrechung die IHZ bereits Kernschwellungen zeigen können bevor die ÄHZ stärker reagieren, glauben wir weniger an eine größere Resistenz als an eine anders geartete Funktion der IHZ.

Bis heute ist keineswegs geklärt, ob die äußeren Haarzellen funktionell einheitlich reagieren oder ob sie von Reihe zu Reihe eine graduell verschiedene Reizschwelle besitzen, so daß bei zunehmender Lautstärke Zellen von der inneren zur äußeren Reihe zusätzlich rekrutiert werden könnten, wodurch auch ein Zusammenhang zum peripheren Recruitment gegeben wäre. Eine Beziehung des Recruitment-Phänomens auch zu den IHZ, deren Reizschwelle nach KEIDEL circa 40 dB höher liegt, kann hiermit jedoch nicht ausgeschlossen werden. Bei unseren Versuchen sprachen auf den gleichen Reiz hin die Zellen der mittleren und äußeren Reihe der ÄHZ schwächer an. Die innerste Reihe der ÄHZ wies circa 80 % aller Kernschwellungen auf, während die beiden anderen Reihen zusammen nur 20 % der Kernschwellungen ausmachten. Überdies fielen die Ansprechmaxima der 3 Reihen öfters nicht zusammen, so daß hinter stark reagierenden inneren Reihen äußerer Haarzellen reaktionsarme 2. und 3. Reihen zu beobachten waren. Nicht selten fanden sich am relativ reaktionslosen Anfang oder Ende der Ansprechbänder äußerer Haarzellen in deren innerer Reihe nur wenige, in der 2. und 3. Reihe jedoch

verhältnismäßig viele Kernschwellungen. Bei Intensitätszunahme kann sich daher der Ansprechraster nicht nur in baso-apicaler, sondern auch in radialer Richtung ausdehnen und verdichten.

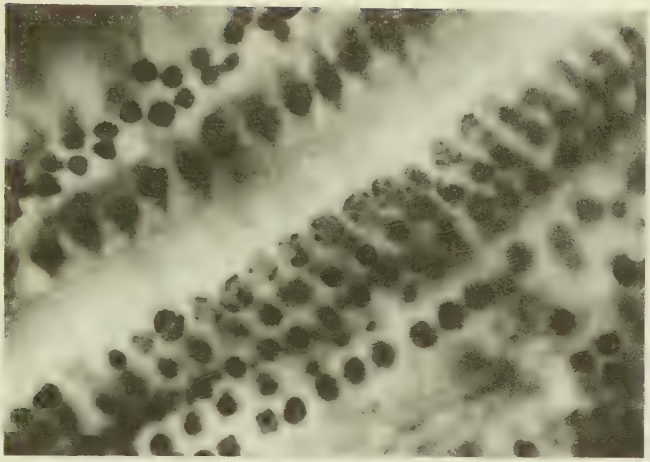
Abbildung 1:



Aufsicht auf das CORTIsche Organ, Häutchenpräparat, 2. Windung, Meerschweinchen. Färbung: Gallocyanin-Chromalaun. Kernschwellungen der inneren, mittleren und äußeren Reihe der äußeren Haarzellen bei Beschallung mit 4000 Hz, 95 dB, 4 Unterbrechungen pro Sekunde. Vergrößerung: 820-fach.

Nicht selten zeigte sich bei der Reaktion umfangreicherer Gebiete eine gewisse Unordnung in der Reihenstellung der Kerne (Abb. 1). Andererseits konnte das Normalbild (Abb. 2) selbst nach dem Auftreten zahlreicher Kernschwellungen noch relativ gut erhalten sein, selbst dann, wenn sich ganze perlschnurartige Schwellkernketten gebildet hatten.

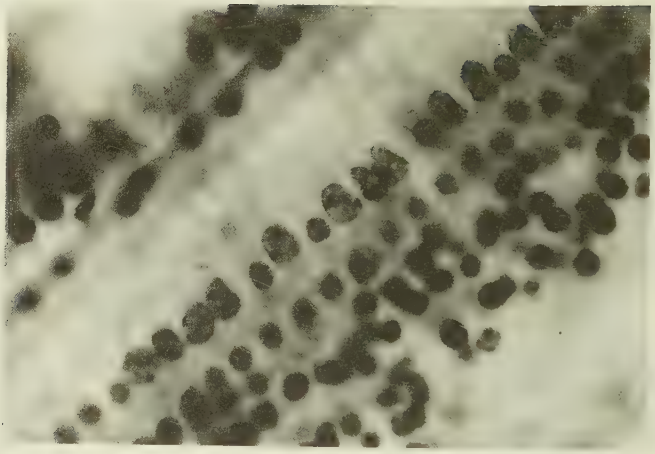
Abbildung 2:



Aufsicht auf das CORTIsche Organ, Häutchenpräparat, 2. Windung, Meerschweinchen. Färbung: Gallocyanin-Chromalaun. Kettenartig hintereinander gelegene Schwellkerne im Bereich der äußeren Reihe der äußeren Haarzellen, bei Beschallung mit 4000 Hz, 85 dB, 2 Unterbrechungen pro Sekunde, 35 Minuten.
Vergrößerung: 820-fach.

In mehreren Präparaten waren die ursprünglich runden Kerne zu mehr "eckig verzogenen Ovalen" (Abb. 3) deformiert. Da diese Veränderungen nicht streng den Reizparametern parallel gingen und nicht der Präparation zur Last gelegt werden können, dürften im Versuchstier selbst gelegene und von der Stoffwechsellage abhängige Faktoren von Bedeutung sein.

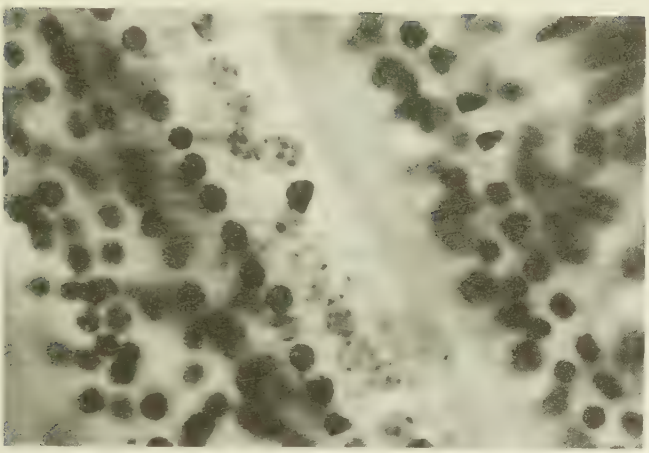
Abbildung 3:



Aufsicht auf das CORTIsche Organ, Häutchenpräparat, Basalwindung. Färbung: Gallocyanin-Chromalaun. Kernschwellungen im Bereich der äußeren Reihe der äußeren Haarzellen. Nach Beschallung mit 7000 Hz, 85 dB und 4 Unterbrechungen pro Sekunde, 35 Minuten. Vergrößerung: 820-fach.

Nahmen unter weiterer Auflockerung des Chromatingerüstes die Kernvolumina noch stärker zu, so war unter Umständen kaum mehr Cytoplasma zwischen dicht zusammengedrängten Kernen zu sehen, ja es trat nicht selten ein Teil der Kerne aus ihrer Reihe heraus (Abb. 4).

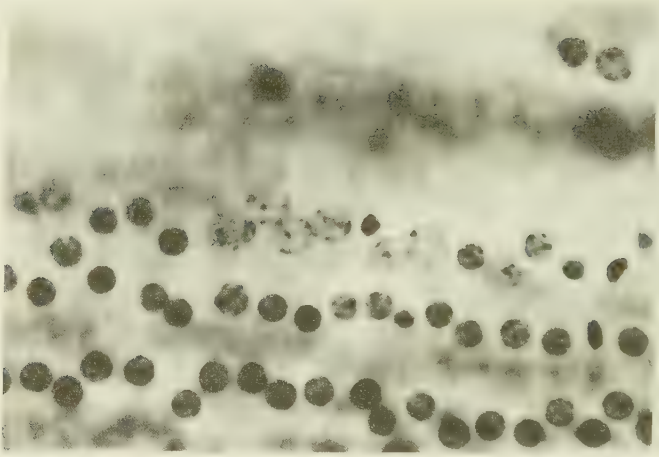
Abbildung 4:



Aufsicht auf das CORTIsche Organ, Häutchenpräparat, 2. Windung, Meerschweinchen. Färbung: Gallocyanin-Chromalaun. Kernschwellungen im Bereich der äußeren Reihe der äußeren Haarzellen bei Beschallung mit 4000 Hz, 90 dB, 8 Unterbrechungen pro Sekunde, 35 Minuten.
Vergrößerung: 820-fach.

Bei Ansteigen des Kernvolumens auf das 6 bis 8-fache der Ausgangsgröße, also nach Bildung von "Riesenschwellkernen" erschien nicht nur das Chromatingerüst verwaschener, sondern auch die Konturierung des Karyolemm. Einzelne Kerne sahen schließlich wie "geplatzt" aus und erweckten den Eindruck einer Absprengung von Teilen ihres Bestandes. In diesen Fällen handelt es sich offenbar um Folgeerscheinungen irreversibler nekrobiotischer Prozesse (Abb. 5).

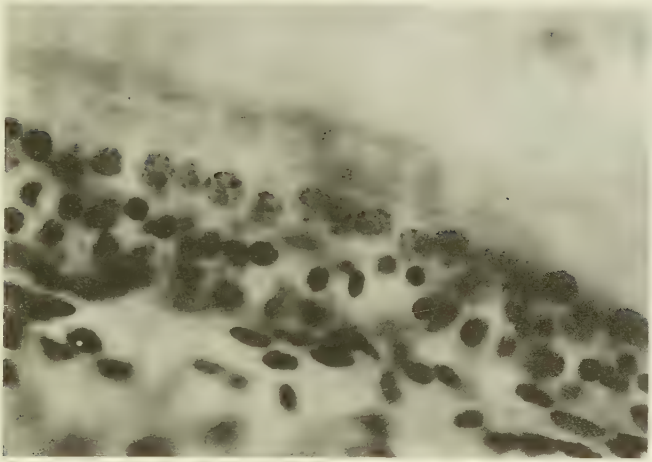
Abbildung 5:



Aufsicht auf das CORTIsche Organ, Häutchenpräparat, Basalwindung, Meerschweinchen. Färbung: Gallocyanin-Chromalaun. Großschwellkerne im Bereich der äußeren Reihe der äußeren Haarzellen. Beschallung mit 10.000 Hz, 90 dB, 4 Unterbrechungen pro Sekunde, 35 Minuten. Vergrößerung: 820-fach.

Das gleiche gilt im wesentlichen auch für die inneren Haarzellen, bei denen sich im Gegensatz zu früheren Feststellungen unter der besonderen Reizmodifikation ebenfalls regelrechte, perlschnurartige Schwellkernketten bildeten (Abb. 6).

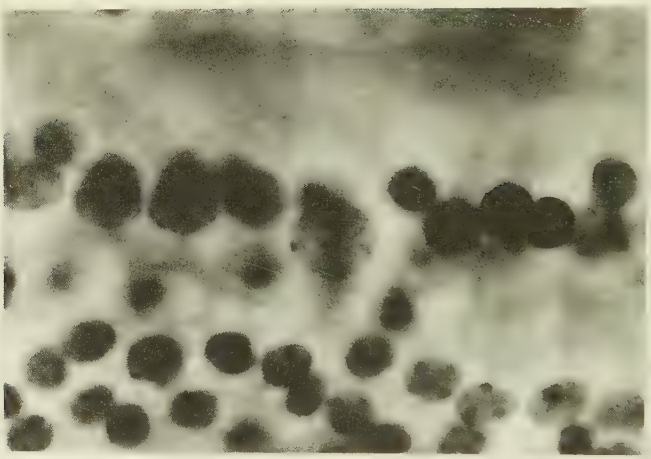
Abbildung 6:



Aufsicht auf das CORTIsche Organ, Häutchenpräparat, Basalwindung, Meerschweinchen. Färbung: Gallocyanin-Chromalaun. Reihenartig hintereinander gelegene Schwellkerne im Bereich der inneren Haarzellen bei Beschallung mit 10. 000 Hz, 90 dB, 4 Unterbrechungen pro Sekunde, 35 Minuten.
Vergrößerung: 610-fach

Den oben gezeigten Diagrammen ist zu entnehmen, daß die Schwellkernhäufungen innerer Haarzellen freilich in anderen Windungsabschnitten als die Schwellkernmaxima äußerer Haarzellen auftreten. Bei Anwendung gleicher Reizgrößen und geringerer Unterbrechungszahl hatten die Volumina der inneren Haarzellkerne durchschnittlich nicht im gleichen Maße zugenommen wie die der äußeren Haarzellen. Trotzdem konnten bei dieser Impulsdosierung neben den durchschnittlich 4 - 5-fach vergrößerten Schwellkernen auch schon Riesenschwellkerne mit 6 - 8-fachem Volumenanstieg beobachtet werden (Abb. 7).

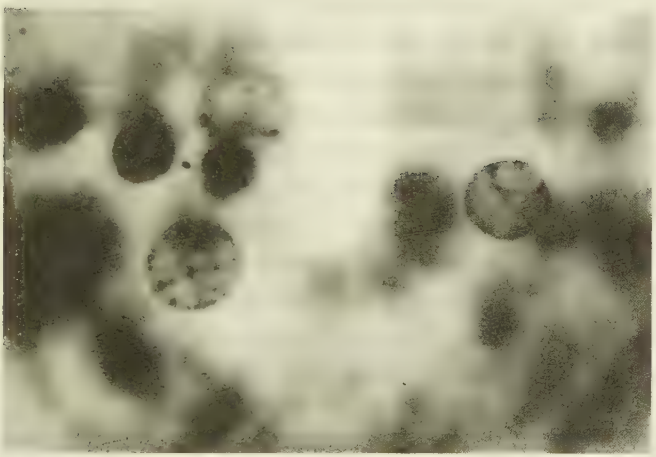
Abbildung 7:



Aufsicht auf das CORTIsche Organ, Häutchenpräparat, Basalwindung, Meerschweinchen. Färbung: Gallocyanin-Chromalaun. Drei Großkerne und 1 Riesenschwellkern in der Reihe der inneren Haarzellen bei Beschallung mit 10. 000 Hz, 85 dB, 4 Unterbrechungen pro Sekunde, 35 Minuten.
Vergrößerung: 820-fach

Mit steigender Unterbrechungshäufigkeit wurden jedoch, wie die letzten bei sonst gleichen Belastungsbedingungen durchgeführten Versuchsserien beweisen, die durchschnittlichen Kerngrößenzunahmen ebenso stark wie bei den äußeren Haarzellen und erreichten keineswegs selten ebenfalls das 6 - 8-fache Ruhevolumen (Abb. 8).

Abbildung 8:



Aufsicht auf das CORTIsche Organ, Häutchenpräparat, 2. Windung, Meerschweinchen. Färbung: Gallocyanin-Chromalaun. 3 Großschwellkerne aus der Reihe der inneren Haarzellen nach Beschallung mit 4000 Hz, 90 dB, 8 Unterbrechungen pro Sekunde, 35 Minuten. Vergrößerung: 1500-fach.

Wenn also die äußeren Haarzellen bereits auf gleichmäßige Dauerreize mit Kernschwellungen reagieren, die inneren Haarzellen jedoch erst in Abhängigkeit von der Unterbrecherfolge, dürften den beiden Zellpopulationen verschiedenartige Funktionen zukommen, auch wenn sie untereinander auf Grund nervaler Verflechtungen in enger funktioneller Beziehung stehen. Gerade auf Grund des unterschiedlichen Reaktionsvermögens beider Zellpopulationen wäre eine große Variationsmöglichkeit in den Ansprechmustern und damit bereits die Möglichkeit zu einer peripheren Schallanalyse und Kontrastbildung gegeben. Für zwei verschiedenwertige Haarzellentypen sprechen ohnehin Unterschiede in deren Lage, Einbau, Form und Größe, sowie in der Ausgestaltung der Haarbesätze, in der Verteilung der Mitochondrien und der Bernstein-

säuredehydrogenase, ferner im Innervationsmodus und in den elektronenoptisch nachweisbaren Spezialstrukturen. Es kommt hinzu, daß beide Zellarten auch bei Schallschädigungsversuchen (WERNER; RUEDI und FURRER) ein abgewandeltes Verhalten zeigen. Durch unsere Versuche konnten die von der Reizqualität abhängigen Differenzen in den Kernschwellungsreaktionen eindeutig an einem relativ großen Versuchsmaterial gezeigt werden. Da Unterbrechertöne, auf welche die inneren Haarzellen funktionsmorphologisch besonders gut ansprechen, durch häufige Einschwingvorgänge mit relativ steilen Amplitudenanstieg charakterisiert sind, bilden unsere Untersuchungen eine gewisse Stütze für die Vermutung von RUEDI und FURRER, wonach die ÄHZ mehr flächenhafte Lautstärkerezeptoren, die IHZ hingegen mehr punktförmig erregbare und pitchwahrnehmende Empfänger darstellen.

Unsere Befunde sind überdies gut mit der Schwingungsform der tympanalen Skalentrennwand, deren Auslenkung, entsprechend der Festigkeit ihrer Bestandteile (knöchernes Spiralblatt und Basilarmembran), von axial nach peripher zunimmt (v. BEKESY, NEUBERT), in Einklang zu bringen. Wenn einerseits eingeschwungene Dauersinustöne an den IHZ relativ unwirksam bleiben, da nach der NEUBERTschen Spaltdüsentheorie die Haare dieser Zellen durch die von der Endolymphe des Canalis spiralis ausgehenden Strömung kaum belastet werden, könnten andererseits in kurzen Abständen aufeinanderfolgende Tonimpulse doch imstande sein, auch in diesen stärker gedämpften Bereichen der axialen Trennwand erregend zu wirken. Es dürfte deshalb auch kein Zufall sein, wenn wir bei Anwendung periodischer Tonstöße selbst im Helicotremabereich trotz der hier bestehenden Reizminderung und Dämpfung an den IHZ im Gegensatz zu den ÄHZ noch immer relativ viele Kernschwellungen fanden. Besonders deutlich wurde dies in Serie 4 mit der verhältnismäßig hohen Kernschwellungszahl in den obersten Windungsbereichen. In all unseren Serien waren helicotremanah im Gegensatz zu den äußeren Haarzellen immer noch Kerne der inneren Haarzellen geschwollen. Während die Schwellungs-

maxima der ÄHZ den von BEKESY beobachteten frequenzabhängigen Schwingungsformen der Basilarmembran weitgehend entsprechen, sind Lage, Ausdehnung und Dichte der Ansprechgebiete innerer Haarzellen ganz wesentlich durch Impulsform und -folge, sowie durch die örtlichen Dämpfungsverhältnisse bestimmt. Um auch den Einfluß efferenter, die Zell- und Kernreaktionen steuernder Nervenfasern aufzuklären, werden weitere experimentelle Untersuchungen anzustellen sein. Wenn bisher vermutet wurde, daß die IHZ der Präzisierung von Tonhöhe und Tonstärke und zugleich der Kontrastanhebung dienen, außerdem Beziehungen zum peripheren Recruitment sowie zu der von PÖTZL (1954) beschriebenen scharfen Lokalisation und Diskrimination haben sollen, so zeigen unsere Untersuchungen, daß sie offenbar auch an der Registrierung schnell aufeinanderfolgender Ein- und Ausschwingvorgänge beteiligt sind. Zwar läßt sich auf Grund der Ansprechmuster des beschallten CORTIschen Organes und seinen morphologisch faßbaren Relationen zwischen äußeren und inneren Haarzellen noch kein klares Bild von der peripheren Reizaufschlüsselung gewinnen, doch könnte es möglich sein, durch elektronische Datenverarbeitung in der umstrittenen Frage einer peripheren oder zentralen Feinanalyse einen Schritt weiter zu kommen. In wieweit die cerebrale Datenverarbeitung und Regulierung den alternierenden Rhythmus der beiderseitigen Schnecken (NEUBERT) über efferente Fasern auslöst und die eklatante Kernschwellungsdominanz immer nur eines Ohres bestimmt, bleibt vorerst ein ungelöstes Problem. Bei unseren zahlreichen Versuchen wiesen jedenfalls trotz exakter Fixation der frontal zur Schallquelle orientierten Tierköpfe die beiden Schnecken nicht ein einziges Mal eine auch nur annähernd gleich große Zahl von Kernschwellungen auf. In einer Relation von 50 % waren bald bei der rechten, bald bei der linken Schnecke die Hauptmasse der Schwellkerne zu finden. Meist standen 70 - 150 Schwellkernen der einen Seite keine oder nur ganz vereinzelte der Gegenseite gegenüber. Auch hierin kommen wiederum Hinweise auf rhythmisch im rechts-links-Wechsel alternierend sich vollziehende Kerngrößenschwankungen zum Ausdruck.

V. ZUSAMMENFASSUNG

In einer umfassenden Literaturübersicht werden die morphologischen und funktionellen Besonderheiten äußerer und innerer Haarzellen zusammengestellt. Die kritische Auswertung der Befunde ergibt, daß die Autoren in ihren Vorstellungen von den spezifischen Leistungen der beiden Haarzellentypen bisher über Vermutungen nicht hinausgekommen sind. Um einen Beitrag zur Klärung dieses Fragenkomplexes zu liefern, wurden experimentelle Untersuchungen durchgeführt.

In mehreren Versuchsreihen wurden zunächst 25 Kontrolltiere kurzzeitigen Dauerbeschallungen, sodann 80 weitere Meerschweinchen rhythmisch unterbrochenen Sinustönen einer definierten physiologischen Reizgröße ausgesetzt. Zur Ermittlung der durch reaktive Kernschwellungen markierten Ansprechgebiete äußerer bzw. innerer Haarzellen bedienten wir uns der Häutchenpräparation des CORTIschen Organs.

Als wesentlichste Ergebnisse unserer experimentellen Erhebungen seien folgende Befunde herausgestellt:

1. Schon die Versuche mit Dauerbeschallungen bestätigen, daß die Schwellkerne äußerer Haarzellen in Abhängigkeit von der Frequenz bestimmten, aber ausgedehnten Windungsbereichen zugeordnet sind und damit nach Lage und Verteilung das Prinzip einer - wenn auch groben - Frequenzlokalisation offenbaren.

2. Bei steigenden Reizintensitäten dehnt sich der Ansprechraster äußerer Haarzellen nicht nur in der Längs-, sondern auch in radialer Richtung des Schneckenganges weiter aus. Damit ist eine große rezeptorische Anpassungsfähigkeit an die jeweilige Reizstärke gegeben.

3. Bei kontinuierlichen Sinustonbeschallungen von 35 Minuten Dauer (ohne Tonunterbrechung!) wird an den inneren Haarzellen keine einzige ausgeprägte Kernschwellung gefunden.

4. Erst bei Anwendung von Unterbrechertönen kommen auch an den inneren Haarzellen Kernschwellungen zur Beobachtung, ja es können sich, bei größerer Unterbrechungsfrequenz regelrechte perlschnurartige Schwellkernketten bilden.

5. Ausmaß und Häufigkeit der Kerngrößenzunahme innerer Haarzellen steht in Korrelation zur Zahl der Impulsstöße pro Zeiteinheit. Obgleich mit unserer Apparatur der jeweilige Reizton nur bis zu 8-mal pro Sekunde unterbrochen werden konnte, zeigte sich, daß die Kerne innerer Haarzellen schon bei dieser Impulsfolge auf das 6 - 8-fache Ruhevolumen anschwellen.

6. Bereits bei 4 - 8 Tonunterbrechungen pro Sekunde kommt es zu einer so beträchtlichen Vermehrung der Schwellkerne innerer Haarzellen, daß deren Zahl sich der der äußeren stark nähert. Es lassen sich dann auch für die inneren Haarzellen Kernschwellungsschwerpunkte ermitteln, wie sie in Abhängigkeit von Frequenz und Intensität für die äußeren Haarzellen bekannt sind. Bei Anwendung von Unterbrechertönen verhalten sich somit die inneren Haarzellen keineswegs so inaktiv wie diese auf Grund von Versuchen mit konstanten Sinustönen bisher angenommen wurde.

7. Die kurvenmäßig darstellbaren Häufigkeitsmaxima der Schwellkerne äußeren Haarzellen fallen nicht mit den Maxima der inneren Haarzellen zusammen. Vielmehr zeichnet sich insofern eine gewisse gegensinnige Tendenz ab, als dem Häufigkeitsgipfel von Schwellkernen äußerer Haarzellen meist ein Tief von Schwellkernen innerer Haarzellen entspricht, während deren Häufigkeitsmaximum sich gegenüber dem Gipfel der äußeren Haarzellen vorzugsweise helicotremawärts verschoben erweist. Die Frage nach der Bedeutung dieser Schwerpunktsverschiebung kann vorerst nicht beantwortet werden.

8. Die Tatsache, daß die Kernschwellungen innerer Haarzellen erst bei periodischen Tonunterbrechungen auftreten, weist darauf hin, daß

bei ihnen die Ein- und Ausschwingvorgänge der Basilarmembran wirksam werden. In kurzen Abständen aufeinanderfolgende, pitschartige Tonimpulse scheinen imstande zu sein, auch die stärker gedämpften axialen Bereiche der Schneckentrennwand ausgiebiger zu erregen. Das unterschiedliche Verhalten der beiden Haarzellenpopulationen dürfte für die periphere Schallaufschlüsselung unter Kontrastanhebung von wesentlicher Bedeutung sein.

9. Trotz exakter Frontalfixation der Versuchstiere und damit gleich starker Beschallung beider Ohren tritt in rechter bzw. linker Schnecke meist eine sehr ungleich große Zahl von Kernschwellungen auf. Dennoch bleiben beiderseits die typischen Relationen zwischen den Kernschwellungsmaxima äußerer und innerer Haarzellen gewahrt.

Herrn Professor Dr. med. K. Neubert möchte ich für die freundliche Überlassung des Themas, die Arbeitsmöglichkeit an seinem Institut und besonders für die wertvolle Unterstützung aufrichtig danken.

Auch Herrn Professor Dr. med. E. Wüstenfeld möchte ich an dieser Stelle für die Einführung in die Präparationstechnik meinen Dank aussprechen.

VI. LITERATURVERZEICHNIS

BECK, Chl.: Kernveränderungen der Haarzellen nach Beschallung. Arch. Ohr- u. s. w. Heilk. und Z. Hals- u. s. w. Heilk. 167 Verhandlungsbericht 262-269 (1955).

BECK, Chl.: Reaktionen der Kerne der äußeren Haarzellen beim Meerschweinchen auf adäquate Reize. Arch. Ohr- u. s. w. Heilk. und Z. Hals- u. s. w. Heilk. 174 81-98 (1956).

BECK, Chl.: Läsion der Meerschweinchencochlea durch Kälteeinwirkung. Arch. Ohr- u. s. w. Heilk. und Z. Hals - u. s. w. Heilk. 174 169-172 (1959).

BECK, Chl.: Die Antwort des CORTIschen Organs auf transkapsuläre Ultraschallapplikation. Arch. Ohr- u. s. w. Heilk. und Z. Hals- u. s. w. Heilk. 174 173-181 (1959).

BECK, Chl.: Feinere Stoffwechselreaktionen an den Sinneszellen des CORTIschen Organs nach Reintonbeschallung. Arch. Ohr- u. s. w. Heilk. und Z. Hals- u. s. w. Heilk. 175 374-378 (1959).

BECK, Chl. und G. PLAZOTTA: Morphologische Veränderungen der Sinneszellen des CORTIschen Organs nach Einwirkung von Hochfrequenzstrom. Arch. Ohr- u. s. w. Heilk. und Z. Hals- u. s. w. Heilk. 168 305-312 (1956).

BECK, Chl. und P. BEICKERT: Morphologische Veränderungen an der Schnecke des Meerschweinchens bei Sauerstoffmangel und Lärmbelastung. Arch. Ohr- u. s. w. Heilk. und Z. Hals- u. s. w. Heilk. 172 238-245 (1958).

BECK, Chl. und H. MICHLER: Feinstrukturelle und histochemische Veränderungen an den Strukturen der Cochlea beim Meerschweinchen nach dosierter Reintonbeschallung. Arch. Ohr- u. s. w. Heilk. und Z. Hals- u. s. w. Heilk. 174 496-567 (1960).

BECK, Chl. und P. KRAHL: Experimentelle und feingewebliche Untersuchungen über die Ototoxicität von Kanamycin. Arch. Ohr- u. s. w. Heilk. und Z. Hals- u. s. w. Heilk. 179 594-610 (1962).

v. BEKESY, G.: Some Electro - Mechanical Properties of the Organ of Corti. Ann. Otol. (St. Louis) 63, 448 (1954).

v. BEKESY, G.: Zur Theorie des Hörens. Die Schwingungsform der Basilarmembran. Phys. Z. 29 793-810 (1928).

BOCCA, E.: Notes on the innervation of the cochlea. Arch. oto-Laryng. 55 188-205 (1952).

BORGHESAN, E.: Modality of the cochlear humoral circulation. Laryngoscope (St. Louis) 67 1266-1284 (1957).

DAVIS, H.: Advances in the Neurophysiology and Neuroanatomy of the Cochlea. J. Acoust. Soc. amer. 34 1377-1385 (1962).

DAVIS, H., B. H. DEATHERAGE, B. ROSENBLUT, C. FERNANDEZ, R. KIMURA, C. A. SMITH: Modification of cochlear potentials produced by streptomycin poisoning and by extensive venous obstruction. Laryngoscope 3 596-627 (1958).

DOHLMAN, G.: Der Mechanismus der Haarzellen-Erregung. Acta oto-laryng. 51 439-442 (1960).

ELDREDGE, D. H. und W. P. COVELL: A laboratory method for the study of acoustic trauma. Laryngoscope 3 465-477 (1958).

ELDREDGE, D. H. und W. P. COVELL und H. DAVIS: Recovery from aciustic trauma in the cuinea. Pig. Laryngoscope 1 66-84 (1957).

ENGSTRÖM, H.: Morphological studies on the possible origin of cochlear microphonics. Revue de Laryngologie. Extrait su No 11-12 808-816 (1955).

ENGSTRÖM, H.: The Cortilymphe, the third Lymphe of the inner Ear. Acta Morphologica, Neerlando-Skandinavia 3 195 (1960).

ENGSTRÖM, H., H. W. ADES, J. E. HAWKINS jr.: Structure and funktions of the sensory hairs of the inner Ear. J. of acoust. Soc. amer. 34 1356-1363 (1962).

ENGSTRÖM, H. und F. S. SJÖSTRAND: The structure and innervation of the cochlear hair cells. Acta oto-laryngol. 44 490-500 (1954).

ENGSTRÖM, H. und J. WERSÄLL: Structure of the organ of Corti: 1. Cuter hair cells. Acta oto-laryngol. 43 1-10 (1953). 2. Supporting structures and their relations to sensory cells and nerve endings. Acta oto-laryngol. 43 323-334 (1953).

ENGSTRÖM, H. und J. WERSÄLL: Is there a special nutritive cellular system araund the hair cells in the organ of Corti? Annals of Otology, Rhinology and Laryngology 62 507 (1953).

FERNANDEZ, G.: The innervation of the cochlea. Laryngoscope 61 1152-1172 (1951).

GERHARD, H. J.: Zur Verteilung der DPN- und TPN Diaghorasa in der Meerschweinchenschnecke. Arch. Ohren- u. s. w. Heilk. und Z. Hals- u. s. w. Heilk. 181 16-31 (1962).

GERHARD, H. J.: Die Cytochromoxydasereaktion in der Meerschweinchenschnecke. Arch. Ohren- u. s. w. Heilk. und Z. Hals- u. s. w. Heilk. 179 283-289 (1962).

HARTZENDORF, G., E. WÜSTENFELD, K. NEUBERT: Experimentelle Untersuchungen über die Ansprechbarkeit der Kerne innerer Haarzellen im CORTIschen Organ von Meerschweinchen. Z. f. mikroskopisch-anatomische Forschung. 67, Heft 3, 313-330 (1960).

HELD, H.: Die Cochlea der Säuger und der Vögel, ihre Entwicklung und ihr Bau. Im Handbuch der normalen und pathologischen Physiology 11 467-534 (1926).

KEIDEL, W. D.: Physiologie des Hörens. Klin. Wochenschrift, 37. Jhrg. 23 1205-1217 (1959).

KOBRAK, F.: Über musikalisches Hören. Z. f. Laryngologie-Rhinologie-Otologie, 32. Jhrg. 4 (1953).

KOBRAK, F.: Aus Theorie und Praxis des "kochleovestibulären Hörprinzips". Monatsschr. f. Ohrenhlk. und Laryngo-Rhinologie, 88. Jhrg. 2, Vierteljahresschrift (1954).

KOLMER, W.: Gehörorgan. Im Handbuch der mikr. Anat. des Menschen von Möllendorf 3 Teil 1 250-478 (1927).

LORENTE DE NO: The neural mechanism. of hearing. Laryngoscope 47 373-377 (1937).

MERKLE, U.: Eine Methode zur morphologischen Erfassung der Ansprechgebiete in der Cochlea des Meerschweinchens. Z. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. 117 504-519 (1954).

NEUBERT, K.: Die Basilarmembran des Menschen und ihr Verankerungssystem (Ein morphologischer Beitrag zur Theorie des Hörens). Z. Anat. u. Entwicklungsgesch. 114 539-588 (1950).

NEUBERT, K.: Zur morphologischen Erfassung der Ansprechgebiete im Innenohr. Verh. Anat. Ges. 204-209 (1952).

NEUBERT, K.: Zur funktionellen Anatomie des Mittel- und Innenohres. Audiologie. Vorträge des 1. Dtsch. Audiologenkurses Freiburg/Br. 25-36 (1953).

NEUBERT, K.: Experimentelle Erfassung der Ansprechgebiete im Innenohr. Ber. d. Phys. -Med. Ges. zu Würzburg 67 92-100 (1954-1955).

NEUBERT, K.: Innere Haarzellen des CORTIschen Organs und Schallanalyse. Sonderdruck aus die Naturwissenschaften (Springer Verlag) 47. Jhrg. Heft 22 526-527 (1960).

NEUBERT, K. und E. WÜSTENFELD: Nachweis der zellulären Ansprechgebiete im Innenohr. Naturwiss. 42 350-351 (1955).

NEUBERT, K. und E. WÜSTENFELD: Morphologie des akustischen Organs. Handbuch der Zoologie 8 (3) 1-44 (1962).

NEUMANN, G. und K. NEUBERT: Die Sensularien des Innenohres unter der Einwirkung von Streptomycin. Arzneimittelforsch. 8 63-72 (1958).

PERLMAN, B. H. und R. KIMURA: Experimental obstruction of fenous drainage and arterial supply of the inner ear. Am. oto. (St. Louis) 66 537-546 (1957).

PESTALOZZA, G., H. DAVIS, D. H. ELDREDGE, W. P. COVELL und J. B. ROGERS: Decreased bio-electric potentials in the ears of senile guinea pigs. Laryngoscope Vol. LXVII, 11 1113-1122 (1957).

PORTMANN, M. und C. PORTMANN: Efferent nerve fibres of cochlea. Arch. of Oto-Lar. 59 543-554 (1954).

PÖTZL, O.: Klinischer Beitrag zur Frage des "kochleovestibulären Hörprinzips" (F. Kobrak) Monatsschr. f. Ohrenheilk. und Laryngo-Rhinologie, 88. Jhrg., 2. Vierteljahresheft (1954).

RANKE, O.: Physiologie des Gehörs. Im Lehrbuch der Physiologie von TRENDLENBURG und SCHÜTZ, Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg (1953).

SCHWARTZENKOPFF, J.: Physiologie der höheren Sinne bei Säugern und Vögeln. Journal für Ornithologie 101 Heft 1/2 (1960).

SPOENDLIN, H.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen am CORTIschen Organ des Meerschweinchens. Pract. Oto-Rhino-Laryng. 19 192-234 (1957).

SPOENDLIN, H.: Submikroskop. Organisationen der Sinneselemente im CORTIschen Organ des Meerschweinchens. Pract. Oto-Laryng. 21 34-48 (1959).

SPOENDLIN, H. und K. BALOGH, jr.: Licht- und elektronenmikroskopische Darstellung von Dehydrogenasen in der Schnecke nach intravitaler Inkubation. Pract. Oto-rhino-laryng. 26 159-177 (1964).

SMITH, C.: Capillary areas of the cochlea in the guinea pigs. Laryngoscope 61 1073-1095 (1951).

SMITH, C.: Innervation pattern of the cochlea. Am. Otol. (St. Louis) 70 504-527 (1961).

STÖCKER, E.: Autoradiographische Untersuchungen zur Ribonukleinsäure und Eiweiß-Synthese im nuklearen Funktionsformwechsel der exokrinen Pankreaszelle. Z. f. Zellforsch. 57 145-171 (1962).

STÖCKER, E.: Autoradiographische Untersuchungen zur Deutung der funktionellen Kernschwellung am exokrinen Pankreas. Z. f. Zellforsch. 57 47-62 (1962).

TASAKI, I. und C. FERNANDEZ: Modification of cochlear microphonics and action potentials by kci solution and by direct currents. J. Neurophysiol. 15 497-512 (1952).

VINNINKOV, J. A. und L. K. TITOVA: Histochemische Untersuchungen des CORTIschen Organs. Z. f. mik. -anat. Forschung 69 42-61 (1962).

VOSTEEN, K. H.: Die Darstellung der Bernsteinsäuredehydrogenase in der Schnecke des Meerschweinchens. Arch. Ohren- u. s. w. Heilk. und Z. Hals- u. s. w. Heilk. 168 295-304 (1956).

VOSTEEN, K. H.: Fermenthistochemie des Innenohres. Aus Umschau 63 26 (1963).

WERNER, Cl. F.: Durch Schall verursachte Zellreaktionen und Gewebsveränderungen in der Schnecke des Meerschweinchens. Sonderdruck aus Band XLII, Heft 1 (1953) PROTOPLASMA.

WERNER, Cl. F.: Protoplasmakugeln im CORTIschen Organ bei experimenteller Schallschädigung. Arch. Ohren- u. s. w. Heilk. und Z. Hals- u. s. w. Heilk. 172 221-230 (1958).

WERSÄLL, J., D. HILDING und P. G. LUNDQUIST: Ultrastruktur und Innervation der cochlearen Haarzellen. Arch. Ohren- u. s. w. Heilk. und Z. Hals- u. s. w. Heilk. 178 Heft 2, 106 (1961).

WÜSTENFELD, E.: Experimentelle Untersuchungen zum Problem der Schallanalyse im Innenohr. Z. f. mik. -anat. Forschung 63, Heft 3, 327-387 (1956).

WÜSTENFELD, E. und F. H. SPRENGER: Variationsstatistische Untersuchungen an den Sinneszellkernen des CORTIschen Organs von Meerschweinchen. Z. f. Zellforschung 48 720-734 (1958).

YASUSHI, K., Y. YOYHIE und M. MASANORI: Some oxidizing enzymes in the cochlea. Am oto. (St. Louis) 71 96-104 (1962).

Lebenslauf

Als Tochter des Dr. jur. Walter Schlüter und seiner Ehefrau Helene, geb. Brüggemann, wurde ich am 14. Februar 1940 in Hattingen/Ruhr geboren.

Ich besuchte die Volksschule in Hirschberg und später das Progymnasium in Warstein. Nach der mittleren Reife wechselte ich an das Neusprachliche Mädchengymnasium in Lippstadt und bestand dort 1960 die Reifeprüfung.

Im Sommersemester 1960 begann ich mein Medizinstudium an der Universität Würzburg und bestand hier die naturwissenschaftliche und die ärztliche Vorprüfung. Auch die klinischen Pflichtsemester absolvierte ich an der Universität Würzburg.

Seit 1965 bin ich mit dem Oberarzt und Konservator Dr. med. Gerhard Kittel verheiratet, und wir haben einen Sohn.

Im Sommersemester 1967 schloß ich mein Studium an der Universität Würzburg mit dem Medizinischen Staatsexamen ab.

Hierdurch versichere ich an Eidesstatt, daß ich die vorliegende Arbeit ohne fremde Hilfe angefertigt und keine anderen Schriften als die angegebenen benutzt habe.

Hanne Kittel

Offset-Druck Gugel, Burkarderstraße 9